

UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUE DE LILLE FLANDRES ARTOIS

STATION MARINE DE WIMEREUX

LABORATOIRE D'ECOLOGIE NUMERIQUE

THESE

PRESENTEE POUR L'OBTENTION DU TITRE DE

DOCTEUR DE 3EME CYCLE EN
BIOLOGIE ET PHYSIOLOGIE ANIMALES

PAR

PATRICK SAFRAN

† ETUDE ECOLOGIQUE D'UNE NOURRICERIE LITTORALE
DE POISSONS NECTOBENTHIQUES LE LONG DU PAS DE CALAIS
PAR METHODES STATISTIQUES MULTIVARIABLES

Soutenue le 24 juin 1987, devant la commission d'examen :

M.M. M. PORCHET	Professeur à l'Université de Lille I	Président
S. FRONTIER	Professeur à l'Université de Lille I	Rapporteur
J.Y. LE GALL	Directeur de Recherche à l'IFREMER	Examineur
MMe J. MARCHAND	Maitre de Conférences à Nantes	Examineur

Toute la question est de savoir si les lois fondamentales de l'Univers sont complètement déterminées ou, au contraire, si une authentique nouveauté est le fait du hasard microscopique, soit le résultat d'un libre-arbitre des créatures vivantes, soit les deux.

Martin Gardner (1980)

La magie des paradoxes
Pour la Science éd. Paris

ETUDE ECOLOGIQUE D'UNE NOURRICERIE LITTORALE DES POISSONS
 NECTOBENTHIQUES LE LONG DU PAS-DE-CALAIS PAR
 METHODES STATISTIQUES MULTIVARIABLES

AVANT-PROPOS	1
RESUME	3
INTRODUCTION	4
1. MATERIEL ET METHODES	9
1.1. La zone d'étude	9
1.1.1. Localisation générale	9
1.1.2. Hydrodynamique côtière	9
1.1.3. Géologie et Bio-sédimentologie	9
1.2. Echantillonnage	12
1.2.1. Le chalut	12
1.2.2. Plan d'échantillonnage	12
1.2.3. Optimisation de la technique d'échantillonnage ...	13
1.2.3.1. Choix du temps de chalutage	13
Résultats	15
Interprétation	15
1.2.3.2. Choix du sens de chalutage	17
1.3. Traitement des données	19
1.3.1. Diversité spécifique et régularité	19
1.3.2. Diagrammes rang-fréquence	20
1.3.3. Analyses multivariabiles	20
2. VARIABILITE SPATIO-TEMPORELLE :	
Y A-T-IL UN OU PLUSIEURS PEUPEMENTS ?	22
2.1. Analyse saisonnière de la zone d'étude totale	22
2.1.1. Résultats	22
2.1.1.1. Hiver 1984-1985	22
2.1.1.2. Printemps 1985	24
2.1.1.3. Eté 1985	26
2.1.1.4. Automne 1985	28
2.1.1.5. Hiver 1985-1986	30

2.1.1.6. Printemps 1986	31
2.1.1.7. Eté 1986	32
2.2. Analyse saisonnière par zone d'échantillonnage	34
2.2.1. Résultats	34
2.2.1.1. "Wimereux"	34
2.2.1.2. "Boulogne-sur-mer"	35
2.2.1.3. "Hardelot-Plage"	37
2.2.1.4. "Embouchure de la Canche".....	42
2.2.1.5. "Stella-Plage"	44
2.3. Discussion	47
2.4. Conclusion	51
2.5. Le peuplement ichthyologique	53
NOTE : Diversité spécifique et qualité du milieu	56
3. LIMANDE, PLIE ET SOLE : UNE GUILDE STRUCTURANTE DU PEUPELEMENT	60
3.1. Variabilité spatio-temporelle	62
3.1.1. Analyse par zone d'échantillonnage	62
3.1.1.1. Résultats	62
3.1.1.1.1. "Wimereux"	62
3.1.1.1.2. "Boulogne-sur-mer"	64
3.1.1.1.3. "Hardelot-Plage"	66
3.1.1.1.4. "Embouchure de la Canche"	66
3.1.1.1.5. "Stella-Plage"	67
3.1.1.2. Discussion-Conclusion	67
3.2. Etude biométrique	70
3.2.1. Résultats	70
3.2.1.1. La limande	70
3.2.1.2. La plie	72
3.2.1.3. La sole	73
3.2.2. Discussion-Conclusion	74
NOTE : Prises expérimentales et prises accessoires	78
CONCLUSION	80
BIBLIOGRAPHIE	84

ANNEXES

1. Le peuplement ichtyologique échantillonné	93
2. Tableau des données générales	95
3. Matrice générale des données	98

AVANT-PROPOS

Ce travail n'aurait pu être mené à terme sans le soutien et le concours des personnes qui m'ont accordé leur confiance, et m'ont prodigué leurs conseils. Aussi avant d'en faire l'exposé, j'aimerais ici leur témoigner ma profonde reconnaissance et leur exprimer mes plus vifs remerciements :

à Monsieur Maurice Porchet, Professeur à l'Université des Sciences et Techniques de Lille, Directeur du Laboratoire d'Endocrinologie des Invertébrés, qui après m'avoir enseigné la Biologie a accepté de présider ce jury.

à Monsieur Serge Frontier, Professeur agrégé à l'Université des Sciences et Techniques de Lille, Directeur du Laboratoire d'Ecologie Numérique et Directeur de la Station Marine de Wimereux, qui après m'avoir fait découvrir l'Ecologie m'a initié à l'Analyse des Données, et a assisté à mes balbutiements scientifiques pour accepter de devenir un "père spirituel" et diriger mes investigations, sans jamais ménager son temps, ses conseils et son soutien.

à Monsieur Jean-Yves Le Gall, Directeur de Recherche à l'IFREMER, Département des Ressources Vivantes, qui a su me recevoir malgré ses multiples occupations et m'a accordé sa confiance pour la réalisation de mes travaux.

à Madame Jocelyne Marchand, Maître de Conférence à L'Université de Nantes, qui m'a fait bénéficier de longues conversations fructueuses et malgré ses nombreuses activités a accepté de juger ce travail.

Je n'oublierai pas de remercier l'équipage du N.O. "Sepia II" de la Station marine de Wimereux/C.N.R.S., Messieurs Jean-Claude Martin, patron et Charles Daullet, mécanicien pour leur aide précieuse durant les missions à la mer de chalutages expérimentaux.

Mesdemoiselles Christiane Place et Hélène Petit, Ingénieurs au Centre Interuniversitaire de Traitement Informatique de l'Université des

Sciences et Techniques de Lille, pour leur assistance lors du traitement informatique des données.

Monsieur Maxime Menu pour sa collaboration aux opérations de tri en laboratoire.

Monsieur Dominique Menu, Technicien à la Station marine de Wimereux, pour l'iconographie et l'aide technique qu'il m'a apportée.

Mesdames Mireille Pannier et Dominique Litmanowski, pour la patience et la minutie dont elles ont fait preuve durant la dactylographie de ce manuscrit.

Qu'il me soit encore permis de témoigner quelque reconnaissance à mes amis, et particulièrement à ma famille pour l'assistance matérielle et morale dont j'ai pu bénéficier durant toutes ces années.

Ce travail a bénéficié d'une aide partielle de l'IFREMER sous forme de vacation de recherche dans le cadre d'un contrat IFREMER/Université de Lille I - Laboratoire d'Ecologie Numérique.

RESUME

ETUDE ECOLOGIQUE D'UNE NOURRICERIE LITTORALE DE POISSONS NECTOBENTHIQUES
LE LONG DU PAS-DE-CALAIS PAR METHODES STATISTIQUES MULTIVARIABLES

Patrick SAFRAN

Mots-Clés : Nourricerie littorale - Ecologie numérique - Diagrammes rang-fréquence - Pleuronectiformes juvéniles - Peuplement écologique.

Suite à une étude du "by-catch" dans la pêcherie artisanale de crevettes grises en baie de Canche, qui a démontré l'existence d'une importante nourricerie littorale de poissons nectobenthiques, une étude écologique de cette dernière a été effectuée de janvier 1985 à juin 1986 à partir d'un échantillonnage comprenant 210 traits de chalut, répartis le long du Pas-de-Calais, et qui ont permis la récolte d'environ 51 600 individus juvéniles répartis en 37 espèces. Des méthodes statistiques multivariées complémentaires les unes des autres : diversité spécifique, diagrammes rang-fréquence, similarités qualitatives et quantitatives, analyses factorielles des correspondances et classifications numériques représentées par des dendogrammes, ont permis de démontrer :

1 - Une homogénéité faunistique qualitative, quantitative et structurelle dans cette zone.

2 - L'existence d'un peuplement unique, réparti sur l'ensemble de la zone d'étude, soumis à un flux saisonnier d'individus qui traverse en permanence la nourricerie et entraîne le renouvellement des populations structurantes, sans modification de la composition faunistique générale.

3 - La limande représente la population dominante de ce peuplement. Trois autres populations sont structurantes : celles du callionyme, du gobie et de la plie, accompagnées par celles de la sole, du sprat, de la souris et du petit tacaud. Parmi ces espèces, les Pleuronectiformes (limande, plie et sole) représentent une guilda structurante (nommée ci-après guilda "L.P.S.") du peuplement.

4 - Au sein de la guilda "L.P.S." les remplacements saisonniers successifs font apparaître une limande automnale et hivernale (1986), une plie hivernale (1985) et estivale récoltée principalement à la côte, et une sole printanière.

Leurs vitesses de croissance différentes (plie > limande > sole) entraînent une cohabitation d'individus de tailles différentes soumis à un phénomène de compétition qui ne semble pas entraîner d'exclusion.

INTRODUCTION

Il a été constaté depuis longtemps que les zones côtières abritaient des frayères d'espèces vivant au large, et des "nourriceries" (nurseries) de ces mêmes espèces c'est-à-dire des zones d'alimentation et de croissance des juvéniles. Ces milieux présentent en effet des conditions physicochimiques, sédimentologiques et biologiques (benthos, plancton) favorisant les grandes concentrations de post-larves. Celles-ci y deviennent nectobenthiques, puis croissent jusqu'à une taille à laquelle elles rejoignent les populations du large. Les nourriceries voient ainsi se succéder des cohortes de différentes espèces.

Le déterminisme précis de ces concentrations temporaires et de ces migrations n'est pas encore très clair. D'évidence, les eaux très côtières constituent un milieu assez particulier. Du fait de la proximité du continent et du fond, elles présentent une moindre inertie thermique. D'autre part, elles sont le réceptacle immédiat de tous les apports telluriques : c'est à la côte que se font sentir les plus fortes dessalures ainsi que les enrichissements en matière organique, minérale et en polluants divers. Les matières en suspension sont en permanence remaniées sous l'effet des courants et de la houle, augmentant la turbidité de l'eau. Enfin, les eaux côtières sont connues pour leur forte productivité ; leur richesse en sels nutritifs explique qu'au terme des chaînes alimentaires se retrouve une production biologique intense aboutissant à la croissance et au développement des juvéniles de nombreuses espèces, en particulier d'espèces exploitées par l'homme (Tait, 1971 ; Peres, 1972, 1976 ; Bougis, 1976 ; Margalef, 1977, 1983 ; Ross, 1977 ; Holt, 1978 ; George et George, 1980 ; Lackey et Nielsen, 1980 ; Carré, 1983).

Mais, alors que les populations adultes exploitées font l'objet de recherches halieutiques approfondies ciblant leur biologie, leur écologie et leur dynamique, les populations juvéniles constituent un matériel biologique encore peu étudié, alors même qu'elles posent des problèmes spécifiques (Weinstein, 1982 ; Alderdice, 1985).

Un des problèmes posés est l'influence des conditions rencontrées

dans ces nourriceries sur le taux de survie à l'époque du retour vers le large. Le recrutement des stocks adultes dépend sans aucun doute des évènements subis pendant la période de croissance juvénile. Si ces concentrations de juvéniles près de la côte peuvent être vues comme une protection adaptative vis-à-vis des prédateurs de grande taille, friands de jeunes poissons mais évitant les fonds trop faibles (Laurec, com. pers.), en revanche les juvéniles ainsi concentrés sont probablement soumis à une compétition intense, intra et interspécifique, pour la nourriture et pour l'espace.

Ainsi, les aires favorables à l'établissement des nourriceries assurent la permanence des populations ; mais en même temps, par leurs localisations géographiques, leurs surfaces limitées, et la compétition qu'y rencontrent les espèces, elles constituent un mécanisme de limitation (et peut-être de régulation) des stocks.

Pour cette raison le travail entrepris s'inscrit dans la thématique actuelle "Déterminisme du Recrutement"*

Les rares travaux réalisés sur la biologie et l'écologie des nourriceries ciblent généralement des espèces individuelles, et s'intéressent aux principales espèces commercialisées : hareng (Clupea harengus, L.) : Hodgson (1957), Burd (1962), Cushing (1968) ; plie (Pleuronectes platessa, L.) : Beverton et Holt (1957) ; etc...

Quelques travaux s'intéressent aux nourriceries littorales plurispécifiques, et concernent alors généralement des milieux semi-fermés : estuaires, baies, lagunes (Marchand et al., 1983 ; Labourg et al., 1985).

Le présent travail s'en distingue en ce qu'il concerne une aire très ouverte : la zone côtière du département du Pas-de-Calais, entre le Sud de l'embouchure de la Canche et le Nord de Boulogne-sur-mer. Les raisons d'un tel choix tiennent à l'existence, au large du Pas-de-Calais, d'une importante activité de pêche artisanale entrant dans les catégories "petite pêche" (marées de moins de 24 heures) et "pêche côtière" (marées

*Ce travail n'a toutefois bénéficié d'aucune aide du P.N.D.R.

entre 24 et 96 heures). En 1982 par exemple, cette flottille a mis à terre 32 000 tonnes de produit (soit un chiffre d'affaires de 160 MF) comprenant des poissons (84%), des crustacés (15%) et des mollusques (1%) (Barbier et al., 1986).

Or la bande comprise entre le littoral et une distance de 3 à 4 milles vers le large constitue l'habitat de populations juvéniles - phases déterminantes pour le recrutement des populations exploitées de poissons plats : plies, limandes (Limanda limanda L.), soles (Solea vulgaris Q.) - Cette bande elle-même est le siège d'une activité de pêche intense, en particulier d'une pêche artisanale polyvalente (poissons, crevettes) basée à Etaples-Berck. C'est précisément une enquête antérieure (Safran, 1984, 1985, 1987) sur le "by-catch" de cette pêche crevettière qui nous a démontré l'importance de cette bande côtière en tant que nourricerie de poissons plats, et nous a incité à l'étudier en tant que telle.

De nombreuses espèces, exploitées ou non, accompagnent ces poissons plats : il s'agit donc d'une nourricerie plurispécifique.

Les fluctuations d'abondance, successions de cohortes, phénomènes de mortalité et de croissance des populations échantillonnées à l'intérieur de cette bande côtière ne peuvent être étudiées pour une espèce-cible en ignorant son environnement biologique - c'est-à-dire en ignorant les fluctuations montrées par les autres espèces. Une étude multispécifique a donc été entreprise, utilisant un échantillonnage multispécifique suivi d'analyses multivariées. Trois conditions ont rendu possible une telle étude :

1 - Une connaissance préliminaire de la zone d'étude et de son peuplement*

2 - Une maîtrise de la technique d'échantillonnage applicable ici. En effet, si aucune technique d'échantillonnage n'est en mesure de fournir le peuplement exhaustif d'une aire donnée, du moins, dans notre cas, la technique de récolte mise en oeuvre par les pêcheurs crevettiers semblait donner une image satisfaisante des populations nectobenthiques juvéniles**. En outre, la reproduction fidèle de la technique des crevettiers répondait à un des objectifs initiaux de l'étude commanditée par l'IFREMER, à savoir l'étude du "by-catch" des crevettiers.

3 - Une certaine pratique de l'outil mathématique multivariable, acquise précédemment (Safran, 1985, 1987), et qu'il nous semblait indispensable d'utiliser pour étudier ce peuplement (Legendre, 1984).

Dès lors, l'enquête sur les pêcheries crevettières une fois accomplie et publiée, nous avons entrepris l'étude de la zone couverte par cette pêcherie. Nous avons utilisé un chalut de même type que les pêcheurs, traîné par un bateau de puissance voisine, mais en nous démarquant d'emblée de la pêcherie par le fait que nous maîtrisions le plan d'échantillonnage - depuis les modalités du trait de chalut (telles que temps de traction, direction par rapport au courant de marée), jusqu'à la répartition des traits selon une grille spatio-temporelle. Nous avons ainsi pu réaliser un échantillonnage raisonné, reflet à la fois des problèmes posés et des traitements mathématiques prévus.

* Conformément à la nomenclature française (Blondel, 1979 ; Barbault, 1981), nous appellerons :

- population, l'ensemble des individus d'une même espèce présents dans une même zone.

- peuplement de la zone, l'ensemble des populations des différentes espèces qui s'y côtoient.

** Encore que nul n'est aujourd'hui en mesure de chiffrer le niveau de conformité entre le peuplement réellement présent et son image donnée par un certain type d'échantillonnage (Galzin, 1986).

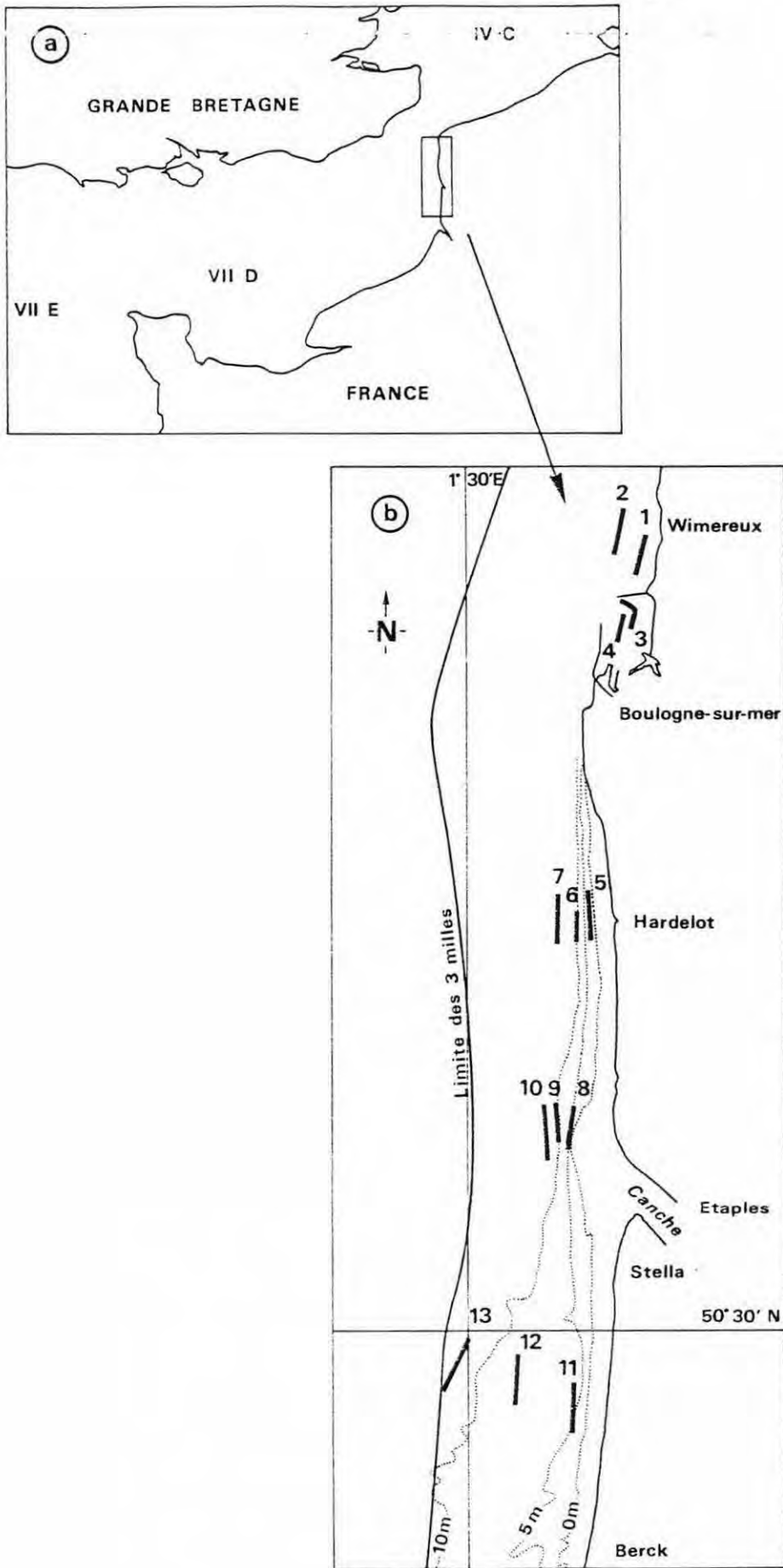


Figure 1 : La zone d'étude : localisation générale (a) (VII e, VII d et IV c : secteurs de pêche (C.I.E.M.), et plan d'échantillonnage - Localisation schématique des 13 traits expérimentaux (b).

1. MATERIEL ET METHODES

1.1. LA ZONE D'ETUDE

1.1.1. Localisation générale

La Côte d'Opale, située au nord-est de la zone "Manche-Est", secteur Manche orientale (secteur VII D du C.I.E.M. : fig. 1a), consitue une entité géographique. Le plan d'échantillonnage contrôlé a été élaboré sur une aire d'étude comprise entre le littoral et une distance de 3 milles vers le large, du Sud de l'embouchure de la Canche (Stella-plage) au Nord de Boulogne-sur-mer (Wimereux) (fig. 1b).

1.1.2. Hydrodynamique côtière

La région étudiée se caractérise par un transit intense et incessant des eaux. Près de la côte, les courants sont à peu près alternatifs. Le flot porte au nord, le jusant au sud. Les plus grandes vitesses sont de l'ordre de 3 à 3,5 noeuds en vive-eau moyenne, en flot comme en jusant. De ce fait, bien que l'influence tellurique globale soit sensible à proximité immédiate de la côte, l'origine précise des fluctuations très rapides des paramètres hydrologiques que l'on constate habituellement dans ces zones (Barbier et al., 1986) est encore un problème complexe.

Les eaux côtières comprises entre les bancs et le rivage dans des fonds de - 5 à - 20 mètres, c'est-à-dire correspondant à notre zone d'étude, se caractérisent cependant par une inertie hydrologique plus faible que celles des eaux du large, les rendant plus sensibles aux variations des conditions climatiques.

1.1.3. Géologie et bio-sédimentologie

Les formations géologiques dominantes et omniprésentes dans notre zone d'échantillonnage sont quaternaires : sables dunaires littoraux plus ou moins récents (sables fins moyens propres et vase sableuse) amoncelés par des vents de sud-ouest et d'ouest dominants sur des fonds s'étendant de - 3 à - 10 mètres pour la zone d'étude considérée (Chamley et

Despeyroux, 1983).

L'hydrodynamique conditionne la sédimentologie des fonds et du littoral : en fonction de l'intensité des courants se définissent des zones d'érosion et de sédimentation sélective avec des gradients granulométriques perceptibles.

De la côte à - 8 mètres, ce sont les actions des houles qui sont les plus importantes. Compte-tenu de l'orientation du littoral et des houles - dans le Pas-de-Calais, le secteur dominant des houles est sud-ouest à nord - les transports résultants se font vers le nord-est.

Un autre aspect important de ces mouvements sédimentaires concerne l'évolution des estuaires et de tous les sites semi-fermés (rades portuaires, etc...), où l'action de la marée se traduit par des alternances de remplissages et de vidanges, mais où la turbulence de l'eau est amoindrie grâce aux protections naturelles ou artificielles. Il s'ensuit une sédimentation importante : ces zones sont des pièges à sédiments d'origine marine. A ces derniers se joignent les apports telluriques, éventuellement chargés en polluants plus ou moins spécifiques de chacun des sites.

La sédimentologie détermine la nature des peuplements benthiques, d'où indirectement les potentialités halieutiques démersales. Nous avons rencontré dans notre zone d'étude une zone de fins cailloutis à *Ophiotrix* (*Ophiotrix fragilis*) au nord de Boulogne, et une bande de sable fin envasé à *Abra* (*Abra alba*) au sud.

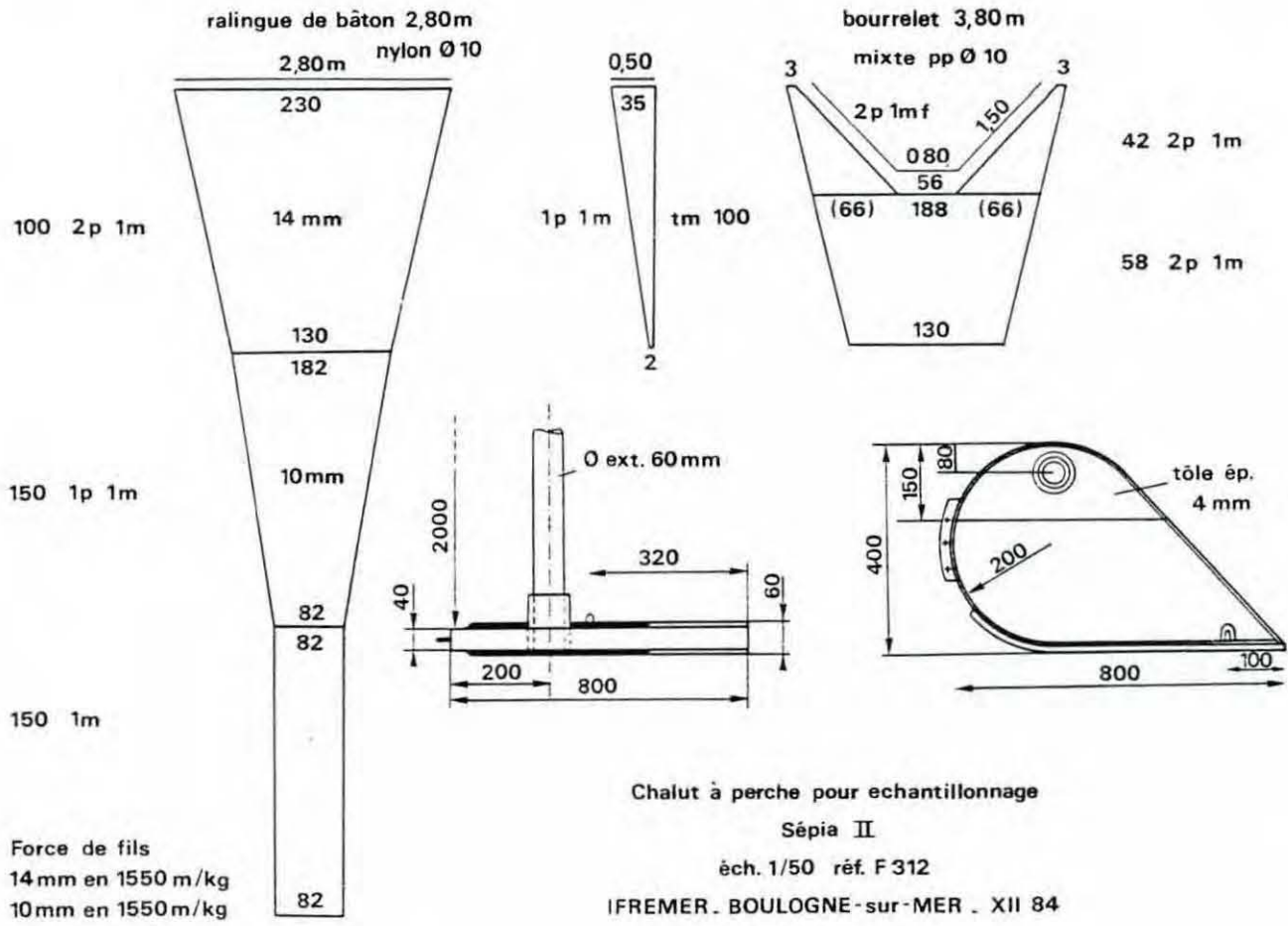


Figure 2 : Le chalut à perche expérimental : fiche technique

1.2. ECHANTILLONNAGE

1.2.1. Le chalut

L'engin d'échantillonnage utilisé dans la plupart des études sur les poissons juvéniles est un chalut à perche standard, d'une longueur de perche variant de 2 à 5 mètres, de 10 à 14 millimètres de côté de maille, traîné pendant 10 à 20 minutes (Riley et Corlett, 1965 ; Edwards et Steele, 1968 ; Boddeke et al., (1969) 1970 ; Beillois et al., 1979 ; Riley, Symonds et Woolner, 1981 ; Dorel, (1980) 1983 ; Péronnet et Tétard, 1984 ; Durand et Dorel, (1981) 1984).

Généralement les auteurs ne fournissent pas de justification critique de la technique utilisée ; certains cependant analysent avec quelque précision la sélectivité et le pouvoir de capture de leurs engins pour différentes espèces (Cassie, 1955 ; I.C.N.A.F., 1963 ; Parrish, 1963 ; Gulland, 1975 ; Saville, 1978 ; Grosslein et Laurec, 1982).

Pour cette étude, un chalut à perche expérimental, inspiré des standards existants, a été spécialement fabriqué. Ce chalut est adapté au navire océanographique "SEPIA II" (Station Marine de Wimereux/C.N.R.S.) - bateau présentant des caractéristiques techniques proches des unités professionnelles rencontrées (Safran, 1984, 1985, 1987) : 12,5 mètres de longueur, pour un moteur d'une puissance de 112 CV.

Les caractéristiques de ce chalut sont données par la fiche technique reproduite figure 2. Il présente une longueur d'environ 8,20 mètres, une ouverture de 2,80 mètres de large tendue par une perche de cette longueur, et de 0,40 mètre de hauteur de patins. La poche comprend deux secteurs constitués de mailles de 14 et 10 millimètres de côté (28 et 20 millimètres étirés). Elle est précédée d'un bourrelet chaîné lui-même précédé d'une chaîne à lever le poisson ou "radar" (Kuipers, 1975).

1.2.2. Plan d'échantillonnage

Comme nous l'avons signalé en Introduction, une étude préliminaire

de la nourricerie effectuée grâce à l'analyse des pêches artisanales de crevette grise (Safran, 1984, 1985, 1987) a permis de délimiter une zone très littorale, à fond sablo-vaseux peu profond (jusqu'à - 3 m ou - 6 m selon le coefficient de marée), partout chalutable, à sédimentologie homogène et peuplement ichtyologique relativement uniforme.

L'étude avait montré en outre la nécessité d'une stratégie d'échantillonnage scientifiquement contrôlé. Nous avons donc appliqué à la zone choisie un pas spatio-temporel d'échantillonnage optimisé sous le rapport de la diversité spécifique et de la description multivariable.

Nous nous sommes arrêtés à un plan d'échantillonnage comprenant, mensuellement de janvier 1985 à juin 1986, 13 coups de chalut répartis à la fois selon une direction nord-sud et une direction côte-large ; traduisant nos hypothèses de travail initiales sur l'existence de gradients écologiques selon ces deux directions. La position des stations est donnée figure 1b. A chacune des latitudes choisies, entre Wimereux et Stella, des traits sont réalisés le long des isobathes - 4, - 8 et - 12 mètres.

1.2.3. Optimisation de la technique d'échantillonnage

Chaque opération de chalutage se fait à une vitesse constante d'environ 1,5 noeuds par rapport à l'eau (mesure au loch), pendant un temps moyen de 15 minutes, "marée de bout" (c'est-à-dire en sens contraire au courant de marée), et parallèlement à la côte. Les raisons de ce choix sont données ci-après :

1.2.3.1. Choix du temps de chalutage

Cette méthode s'est trouvée justifiée au terme d'une série de chalutages menée afin de choisir un "temps moyen" adéquat, inspiré des temps de chalutage standard couramment appliqués lors d'études similaires, et afin d'optimiser notre pas d'échantillonnage en nous permettant un maximum de récoltes expérimentales durant environ 12 heures de travail à la mer, lors de nos sorties mensuelles.

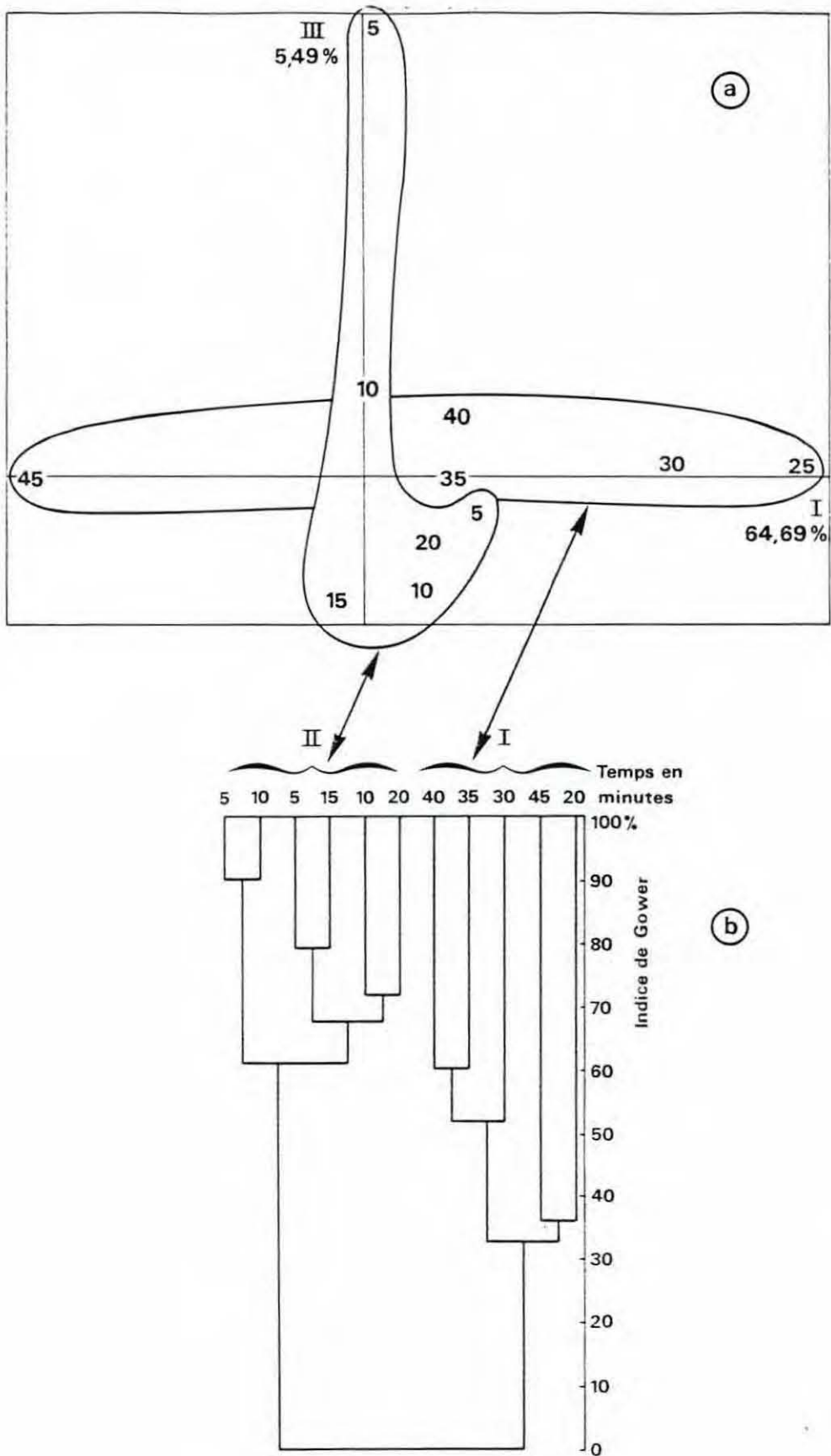


Figure 3 : Choix du temps de chalutage : AFC (a) - Projections dans le plan factoriel (I, III) des vecteurs "temps", et dendrogramme (b) obtenu par calcul de la similarité quantitative de Gower.

Le 10 mars 1986 ont été réalisés deux chalutages de 5 minutes, deux chalutages de 10 minutes puis un chalutage de chacune des durées : 15, 20, 25, 30, 35, 40 et 45 minutes ; tous ont été effectués "marée de bout".

Résultats

Les différentes analyses des données (voir le chapitre "Traitement des données") appliquées au tableau de contingence croisant les 11 chalutages expérimentaux et les 27 espèces récoltées mettent en évidence deux groupes d'échantillons distincts.

L'analyse factorielle des Correspondances (fig. 3a) nous permet d'observer que 64,69% de l'inertie totale sont absorbés par le premier axe défini par un groupe d'échantillons d'une durée de chalutage comprise entre 25 et 45 minutes. Ce groupe de "grands temps" s'oppose à un groupe de chalutages d'une durée inférieure à 25 minutes qui décrivent l'axe III (5,45% de l'inertie). Les échantillons du deuxième groupe ("petits temps") sont nettement moins dispersés par rapport à ceux du premier groupe ("grands temps") bien répartis le long de l'axe I (cette structure est encore plus nette dans le plan factoriel (I, II), l'axe II représentant 17,10% de l'inertie). En raisonnant en terme de similarité quantitative (indice de Gower), nous retrouvons cette ordination (fig. 3b) : un groupe (I) est composé des chalutages d'une durée supérieure ou égale à 25 minutes et un groupe (II) est formé des chalutages d'une durée inférieure à 25 minutes.

Interprétation

On comparera les divers temps de chalutage sur la base des compositions relatives en espèces. Nous rappelons que le point-échantillon dans l'espace factoriel représente la composition relative en espèces. Des points rapprochés indiquent des proportions mutuelles des espèces peu différentes, et vice-versa.

Les résultats nous permettent les conclusions suivantes :

1 - Choix d'un temps moyen dans le deuxième groupe (échantillons

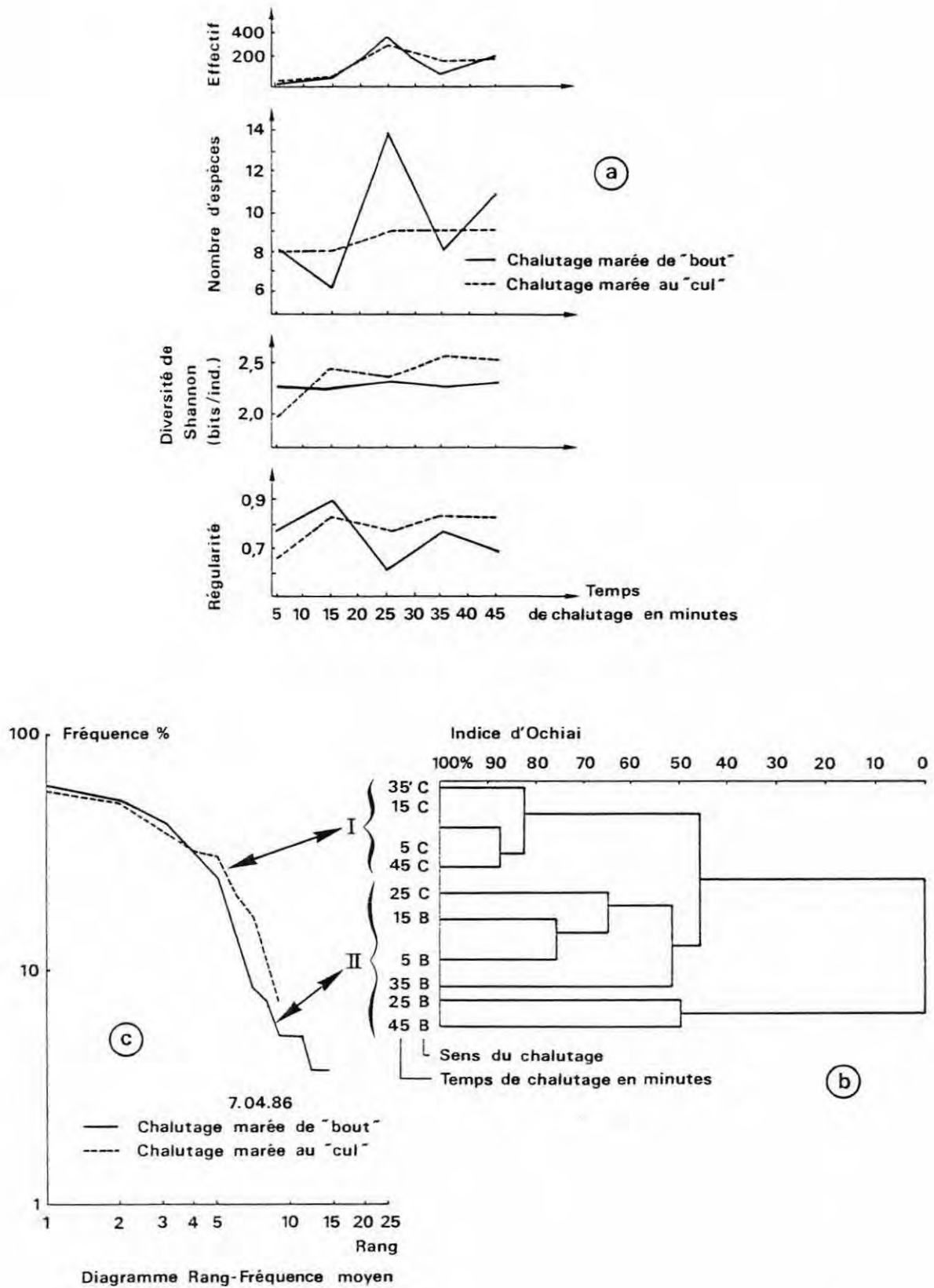


Figure 4 : Choix du sens de chalutage : évolutions de l'effectif, du nombre d'espèces, de la diversité et de la régularité en fonction du temps de chalutage (a) ; dendrogramme obtenu par calcul de la similarité qualitative d'Ochiai (b), et DRF moyens, pour les chalutages "marée de bout" et "marée au cul".

d'une durée de chalutage inférieure à 25 minutes) et d'une durée égale à 15 minutes (les faibles valeurs obtenues tant en nombre d'individus qu'en richesse spécifique pour les échantillons de durées égales à 5 minutes étant peu fiables).

2- -l'hypothèse que pour un temps de chalutage supérieur à 20 minutes (donc pour une aire prospectée supérieure à 3 000 m² environ), la zone d'étude considérée perd de son homogénéité faunistique, un biais d'échantillonnage est introduit soit par un "mélange" et/ou un changement de communauté, ou encore par la rencontre d'un banc monospécifique.

1.2.3.2. Choix du sens de chalutage

Nous avons calqué notre façon de faire sur la technique la plus couramment appliquée par les pêcheurs professionnels avec lesquels nous avons travaillé précédemment (Safran, 1984, 1987). C'est pourquoi une deuxième série d'échantillonnages a été réalisée en faisant varier le sens du chalutage par rapport au sens du courant de marée. Le 7 avril 1986, pour chaque temps de chalutage (5, 15, 25, 35 et 45 minutes) deux traits ont été réalisés successivement, le premier "marée de bout" (contre le courant de marée) et le deuxième "marée au cul" (dans le sens du courant de marée).

L'analyse des données fait apparaître une différence nette entre les répliquats effectués "marée de bout" et "marée au cul", pour un même temps de chalutage. En effet, la classification numérique des échantillons représentée par le dendogramme obtenu à partir de l'indice d'Ochiai (fig. 4b) donne un groupe (I) composé de chalutages réalisés "marée au cul" et un autre (II) formé de chalutages réalisés "marée de bout". L'étude de la diversité spécifique (indice de Shannon : fig. 4a) et de la structure plurispécifique (méthode des D.R.F. lissés : fig. 4c) permet de constater que le peuplement échantillonné "marée au cul" est plus diversifié et plus régulier que celui échantillonné "marée de bout" : le "D.R.F. moyen" des échantillons prélevés "marée de bout" est plus vertical, sa régularité spécifique (voir paragraphe 1.3.1) est donc plus faible ; néanmoins les espèces sont présentes avec une fréquence plus faible, tandis qu'il apparaît sept nouvelles espèces dans le

peuplement échantillonné "marée de bout" et que l'on peut observer une grande stabilité de sa diversité spécifique.

En conclusion la technique "marée de bout" nous permet donc d'obtenir une liste faunistique plus complète du peuplement étudié et nous adoptons cette technique.

1.3. TRAITEMENT DES DONNEES

Pour cette étude, 176 traits de chalut expérimentaux ont été réalisés, nous permettant la récolte d'environ 38 000 individus répartis en 37 espèces (triées et identifiées suivant la nomenclature utilisée dans le "C.L.O.F.N.A.M." : Hureau et Monod, 1973). La matrice générale des données est présentée à l'annexe 3.

Les compositions des chalutages sont très variables, c'est pourquoi nous avons eu recours aux méthodes de l'Analyse multivariable qu'il nous a paru intéressant d'utiliser pour dégager les points communs et les différences entre les échantillons, et y trouver une structure éventuellement spatio-temporelle.

Nos échantillons sont comparés sur la base de méthodes multivariées complémentaires, se rapportant à la diversité et à la structure plurispécifique.

1.3.1. Diversité spécifique et régularité

La diversité spécifique est mesurée par l'indice de Shannon (Shannon et Weaver, 1963 ; Margalef, 1977 ; Viera da Silva, 1979 ; Frontier, 1983 ; Sherrer, 1984 ; Legendre et Legendre, 1984) :

$$H' = - \sum_{i=1}^n p_i \cdot \log_2 (p_i)$$

avec p_i = fréquence de capture de l'espèce i

n_i = nombre d'individus de l'espèce

La régularité spécifique ("evenness") de la distribution des espèces est calculée par l'indice de Pielou (Pielou, 1966, 1975 ; Sherrer, 1984 ; Legendre et Legendre, 1984 ; Frontier, 1985) :

$$R = \frac{H'}{H'_{\max}}$$

où H'_{\max} , obtenu lorsque toutes les espèces sont équifréquentes, est égal à $\log_2 n$.

1.3.2. Diagrammes rang-fréquence

Une description plus détaillée de la diversité spécifique d'un échantillon est donnée par une représentation de la distribution des individus en espèces. Ces distributions seront données sous forme d'un diagramme rang-fréquence (D.R.F.), équivalent à la courbe des fréquences rétrocumulées (Frontier, 1976, 1985). Les espèces d'un échantillon sont classées par ordre de fréquences décroissantes, et le graphique donne, en échelle log-log, la fréquence de chaque espèce en fonction de son rang.

Le diagramme relatif à un échantillon unique est généralement assez irrégulier. On obtient des allures plus régulières et plus lisses en cumulant plusieurs échantillons, deux méthodes sont possibles (Safran, 1987) :

1- soit en cumulant, pour ce groupe d'échantillons, les effectifs des différentes espèces ; on obtient alors une diversité "globale", généralement plus grande que la diversité moyenne des échantillons, et un D.R.F. plus convexe, et plus étendu vers la droite par augmentation du nombre d'espèces.

2- soit en cumulant les effectifs par rangs, indépendamment des espèces occupant ces rangs, qui peuvent varier d'un échantillon à l'autre ; on obtient alors un diagramme "moyen", non systématiquement déformé par rapport aux diagrammes individuels mais simplement lissé.

1.3.3. Analyses multivariables

Enfin la structure multispécifique des échantillons peut conduire à des ordinations multivariables des échantillons, que nous avons menées en associant deux méthodes complémentaires, ainsi qu'il est conseillé dans les ouvrages récents d'Analyse des Données (Fénelon, 1981 ; Benzecri et al., 1982, 1984 ; Bouroche et Saporta, 1983 ; Cibois, 1983 ; Lagarde, 1983 ; Legendre et Legendre, 1984 ; Volle, 1985) :

1- L'Analyse Factorielle des Correspondances (A.F.C.) (Benzecri et al., 1982, 1984), effectuée à l'aide du programme de calcul "TABET" implanté au Centre Interuniversitaire de Traitement Informatique de l'Université de Lille I.

2- La classification numérique (Classification Ascendante Hiérarchique : C.A.H.) des échantillons, faite à partir de deux types d'indices de similarité :

- L'indice de similarité qualitative d'Ochiai (Ochiai, 1957 ; Blanc et al., 1976 ; Legendre et Legendre, 1984), basé sur la présence et l'absence des espèces, les doubles absences étant exclues de la mesure de ressemblance.

- L'indice de similarité quantitative de Gower (Gower, 1971 ; Legendre et Legendre, 1984), tenant compte des abondances des espèces présentes :

Une classification hiérarchique est ensuite effectuée sur la base de ces indices, selon la méthode des groupements agglomératifs à liens flexibles par l'algorithme de Lance et Williams, méthode de calcul conseillée pour l'analyse des données écologiques (Lance et Williams, 1967 ; Daget, 1976 ; Legendre et Legendre, 1984 ; Roux, 1985) ; les résultats sont donnés sous forme de dendogrammes. Les calculs ont été réalisés à l'aide du programme de calcul implanté au C.I.T.I. et grâce au logiciel d'Ecologie Numérique élaboré pour micro-ordinateur APPLE IIE par Leprêtre et Leprêtre (1986).

Remarque

Les abréviations (initiales des espèces chalutées) et les numéros des prélèvements (échantillons) qui figurent sur l'ensemble des graphes présentés, sont respectivement expliqués à l'annexe 1 et à l'annexe 2.

2. VARIABILITE SPATIO-TEMPORELLE : Y A-T-IL UN OU PLUSIEURS PEUPEMENTS ?

Les compositions faunistiques de nos échantillons présentent une homogénéité qualitative et une grande hétérogénéité quantitative. Cette homogénéité correspond-elle à un partage de l'espace-temps entre des sous-communautés identifiables par analyses multivariées ?

Le problème a été abordé de deux manières : dans un premier temps, l'étude des variations saisonnières par date de récolte a été appréciée par deux méthodes d'analyse multivariée complémentaires (A.F.C. et classification numérique) pour vérifier l'existence, ou non, d'un gradient faunistique nord-sud ; dans un deuxième temps, des analyses par zone d'échantillonnage ont été abordées pour étudier un éventuel gradient faunistique côte-large, et pour préciser ces compositions faunistiques à l'aide de la méthode des D.R.F. lissés. Ces prospections par hypothèse de travail doivent nous permettre de dégager une éventuelle cohérence sous-jacente à l'hétérogénéité observée.

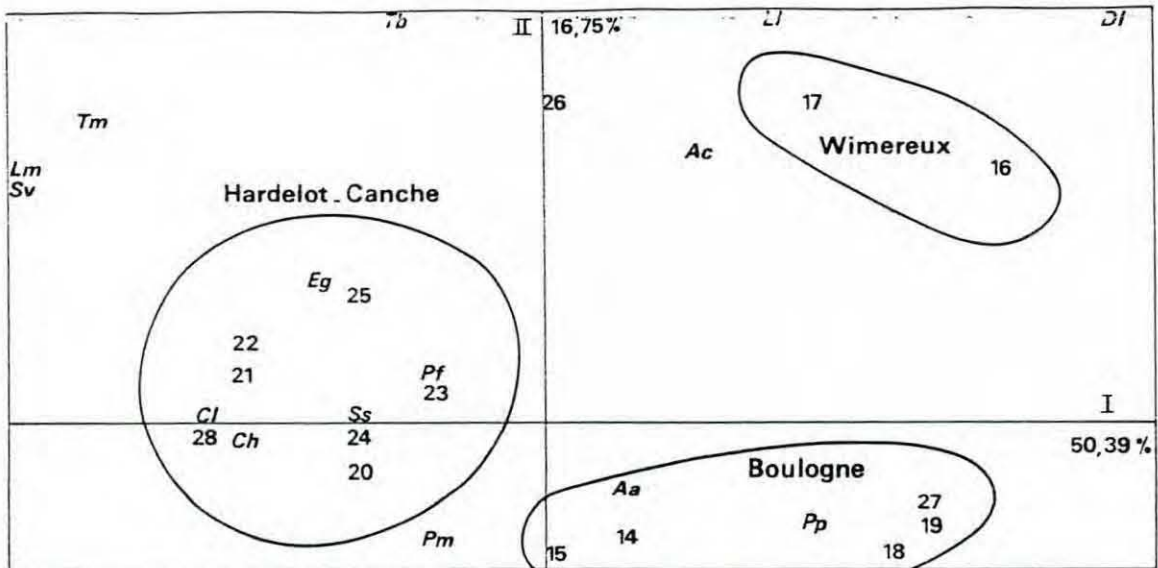
2.1. Analyse saisonnière de la zone d'étude totale

Nous avons choisi dans un premier temps de nous intéresser aux variations saisonnières qui affectent l'ensemble de notre zone nourricière. Pour cela nous avons décidé d'observer le comportement de l'aire d'étude par date de prélèvement : nous avons donc réduit la matrice générale des données (176 prélèvements x 37 espèces) en 13 matrices correspondant chacune à une date de récolte et croisant en moyenne 13 prélèvements sur l'ensemble de la zone, par 37 espèces.

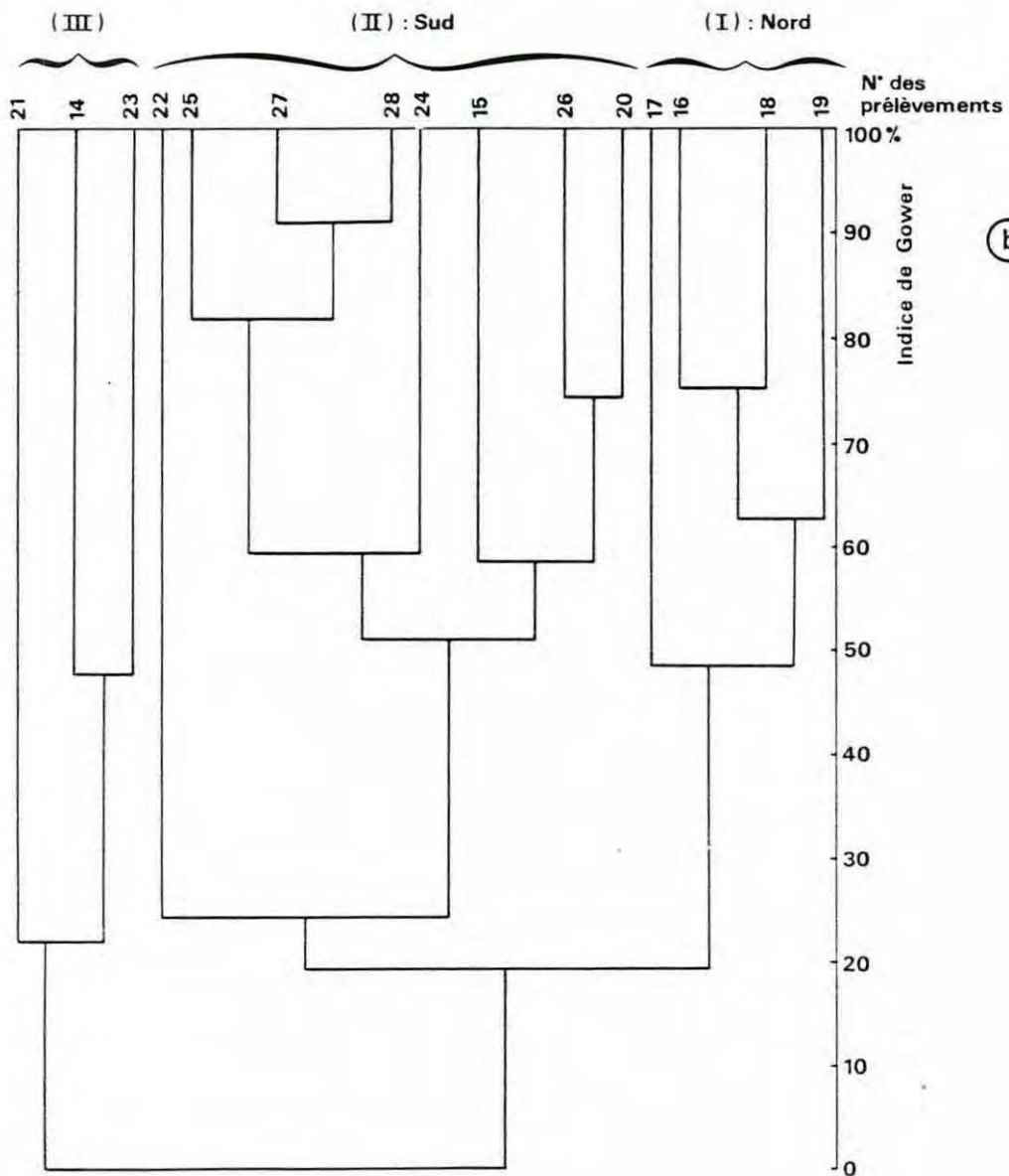
2.1.1. Résultats

2.1.1.1. Hiver 1984-1985

Nous prenons comme point de référence à notre étude des variations saisonnières les prélèvements du 27 février 1985 qui correspond au premier hiver observé.



(a)



(b)

Figure 5 : Hiver (27 février 1985) : AFC (a) - Projections dans le plan factoriel (I, II) des vecteurs "stations" et "espèces", et dendrogramme obtenu par calcul de la similarité quantitative de Gower (b).

L'analyse factorielle (fig. 5a) réalisée sur le tableau de contingence (15 prélèvements x 15 espèces) nous permet d'observer que 50,39% de l'inertie totale est absorbée par le premier axe, qui sépare les prélèvements effectués au Nord de la zone (Wimereux et Boulogne-sur-mer) de ceux du Sud (Hardelot, baie de Canche et Stella-Plage), et qui oppose les espèces principalement rencontrées en cette période de l'année telles que le sprat (Sprattus sprattus, L.) trouvé préférentiellement dans le Sud et la plie surtout capturée en zone portuaire.

L'axe II (16,75% de l'inertie) affine cette ségrégation en opposant les échantillons obtenus face à Wimereux à ceux du port de Boulogne, et en opposant les deux espèces principales de Pleuronectiformes : plie et limande.

En raisonnant en terme de similarité quantitative (fig. 5b), nous retrouvons ces ordinations : un groupe de stations "Nord" (I) et un groupe de stations "Sud" (II) avec toutefois une individualisation d'un groupe de trois stations (III) qui nous permet d'apprécier la similitude quantitative entre les prélèvements les plus côtiers réalisés face à l'estuaire de la Canche et ceux obtenus dans le port de Boulogne (exception faite de la station 6).

Pour ce qui concerne l'association qualitative des espèces (en terme de présence/absence), nous retrouvons un cortège d'espèces hivernales présentes sur la zone, à savoir : plie, limande, sprat, gobie (Pomatoschistus minutus, P.), flet (Platichthys flesus, L.) et hareng.

2.1.1.2. Printemps 1985

La matrice obtenue le 6 mai 1985 croise 15 prélèvements et 23 espèces. Les deux premiers axes factoriels (fig. 6a) extraient 46,64% de l'inertie totale et nous présentent une structure éclatée par rapport à celle du 27 février.

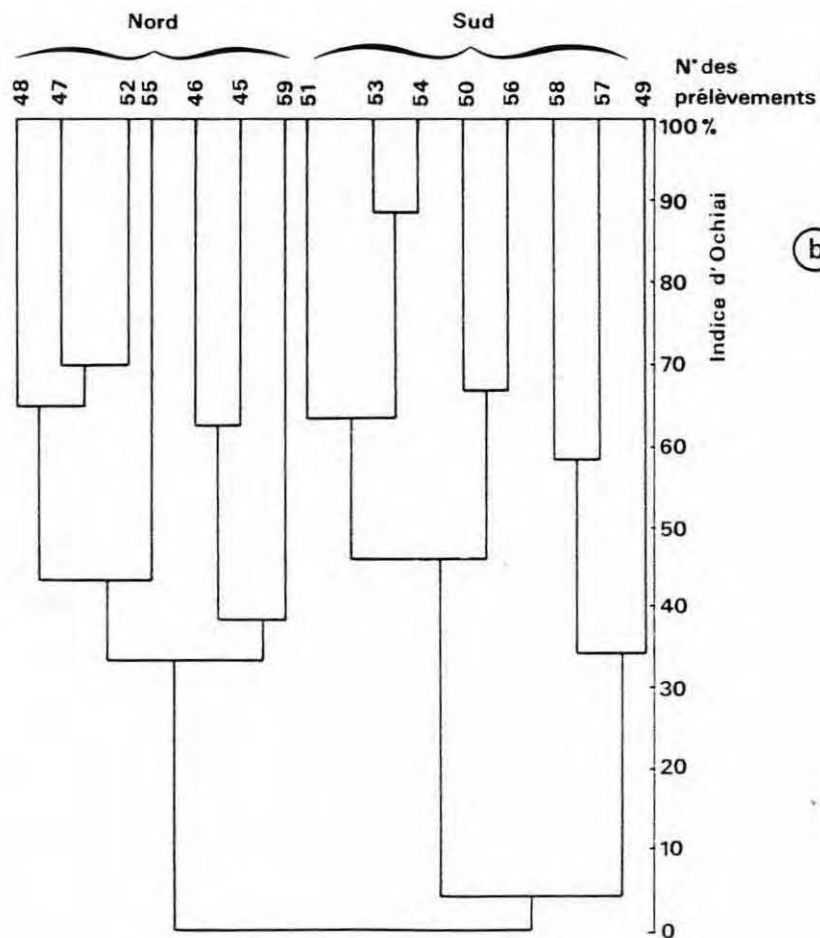
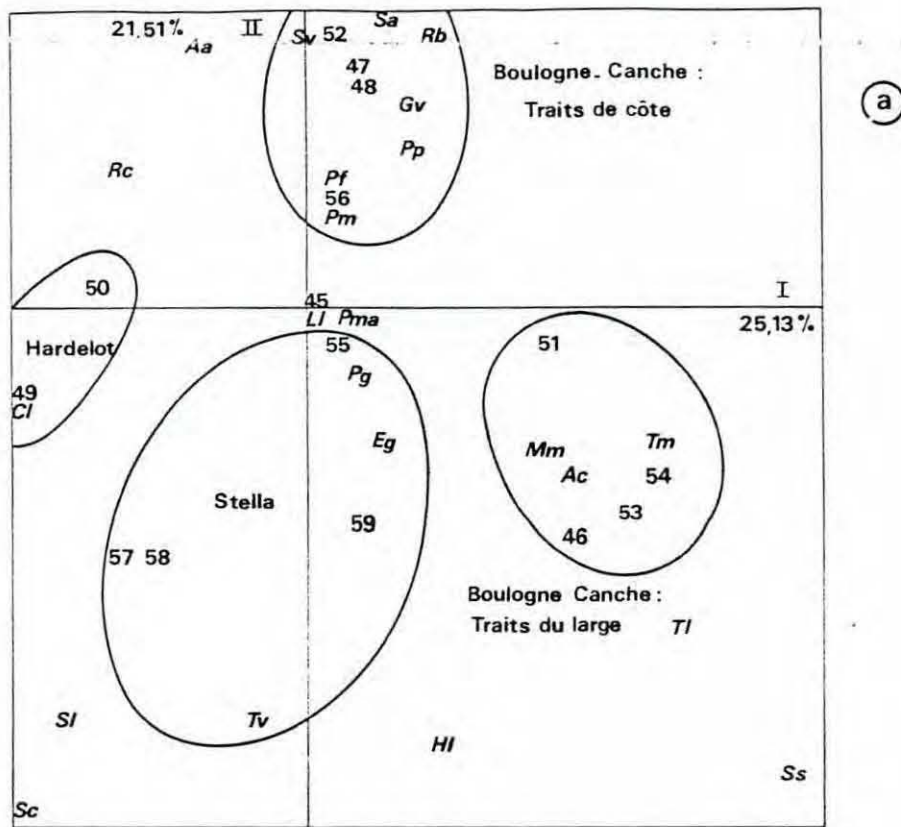


Figure 6 : Printemps (6 mai 1985) : AFC (a) - Projections dans le plan factoriel (I, II) des vecteurs "stations" et "espèces", et dendrogramme obtenu par calcul de la similarité qualitative d'Ochiai (b).

Néanmoins, le long de l'axe II (21,51% de l'inertie) un groupe de stations "structurantes"* s'individualise et comprend les prélèvements effectués dans le port de Boulogne et celui réalisé face à l'estuaire de la Canche (comme nous avons pu le constater en hiver), ordinations que nous retrouvons sur les dendrogrammes obtenus par calcul des similarités quantitatives et qualitatives. L'axe I (25,13% de l'inertie) nous permet de retrouver le gradient Nord-Sud et oppose Hardelot à la baie de Canche.

En terme de similarité qualitative (fig. 6b), nous retrouvons le gradient Nord-Sud (à quelques détails près).

Pour ce qui concerne les espèces, le cortège a changé depuis février, nous retrouvons la plie en zone portuaire, associée à la sole et la limande, opposées au callionyme (Callionymus lyra, L.) et à la souris (Agonus cataphractus, L.) le long de l'axe II ; ces dernières espèces étant opposées entre elles le long de l'axe I. Les gobies sont toujours présents et nous voyons apparaître les grondins (Eutrigla gurnardus, L.) et les tacauds (Trisopterus luscus, L. ; Trisopterus minutus, L.).

2.1.1.3. Eté 1985

Les prélèvements du 2 juillet 1985 nous ont permis d'élaborer une matrice de données de 13 prélèvements x 14 espèces.

Nous choisissons de présenter les résultats obtenus dans le plan factoriel (I, III) (fig. 7a), qui extrait 59,61% de l'inertie, car il visualise un gradient nord-sud et un gradient côte-large, correspondant à nos hypothèses de travail.

* C'est-à-dire qui présentent une forte contribution et une forte corrélation par rapport à l'axe d'inertie considéré.

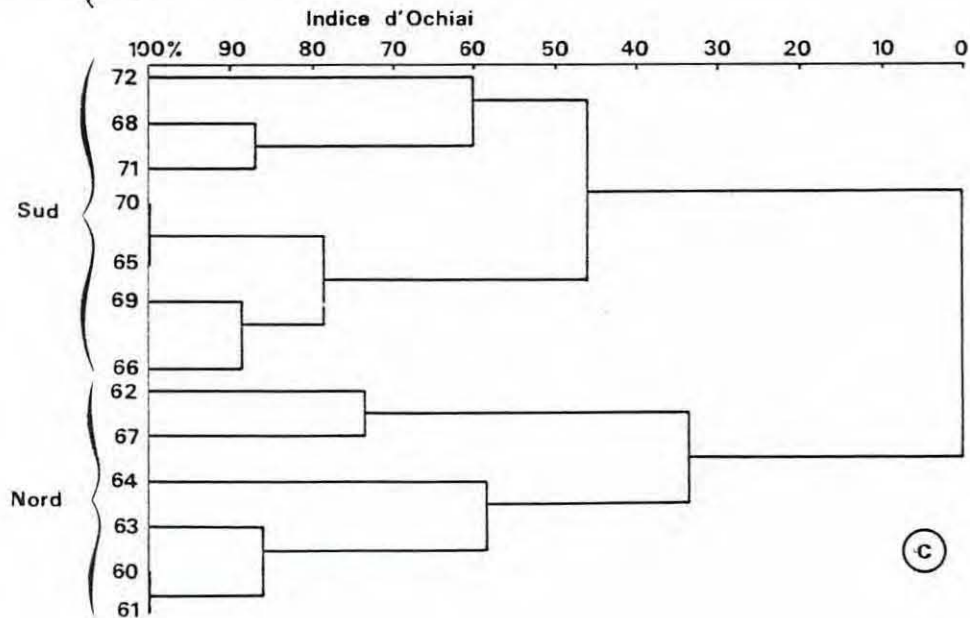
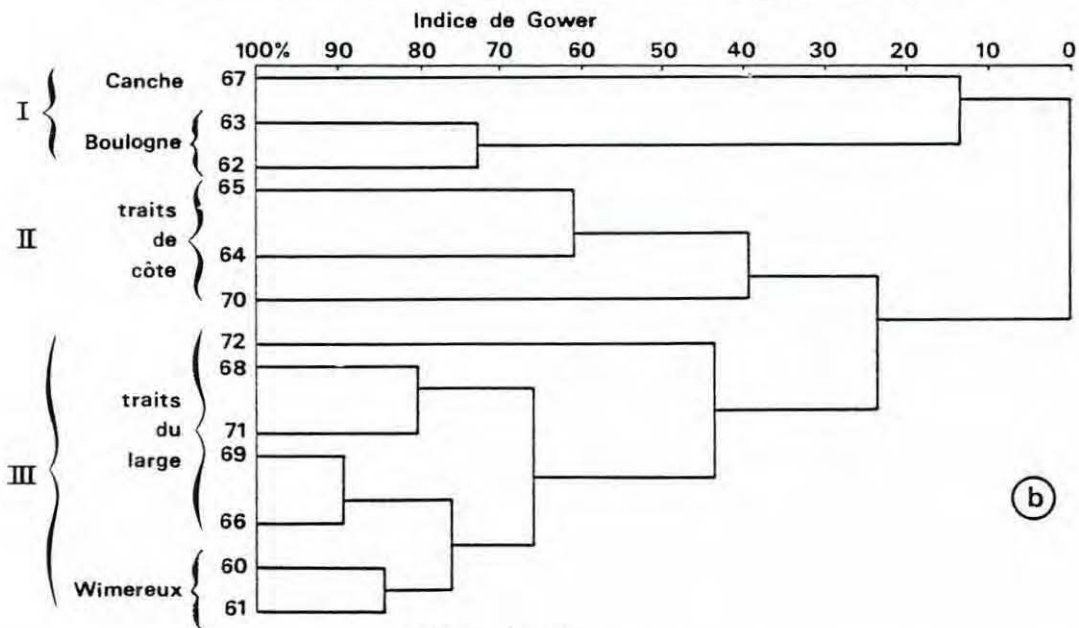
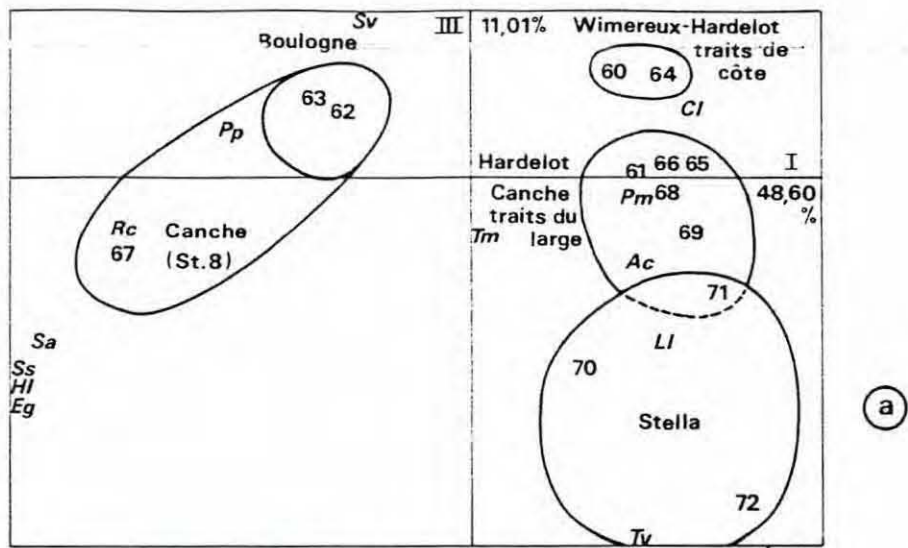


Figure 7 : Eté (2 juillet 1895) : AFC (a) - Projections dans le plan factoriel (I, III) des vecteurs "stations" et "espèces", dendrogrammes obtenus par calcul de la similarité quantitative de Gower (b) et qualitative d'Ochiai (c).

Le port, individualisé, présente des affinités avec la sortie de l'estuaire de la Canche qui s'oppose le long de l'axe I (48,60% de l'inertie) aux prélèvements du large, tandis que l'axe III (11,01% de l'inertie) décrit le gradient nord-sud et nous montre que la composition faunistique de Wimereux se rapproche de celle d'Hardelot et du reste de la zone d'étude sud.

La similarité quantitative de Gower représentée par un dendogramme (fig. 7b) nous permet de retrouver ce comportement particulier de Wimereux vis-à-vis des prélèvements du large obtenus dans le Sud (groupe III), on trouve un groupe de stations côtières (II) et l'association port-sortie estuarienne (I) (nous avons là l'ébauche de la description du gradient côte-large) ; tandis que nous retrouvons le gradient Nord-Sud sur le dendogramme de similarité qualitative d'Ochiai (fig. 7c) (avec toujours l'association port-sortie estuarienne).

Pour ce qui concerne les espèces, le peuplement est à peu près identique à celui de printemps mais on notera que l'association plie-sole en zone portuaire est opposée à la limande du large en zone Sud le long de l'axe I, tandis que l'axe III oppose la limande du large aux callionymes côtiers et aux gobies.

2.1.1.4. Automne 1985

Le plan factoriel (I, II) (fig. 8a) obtenu à partir d'un tableau 14 prélèvements x 21 espèces (53,63% de l'inertie) nous permet une description plus précise du gradient côte-large que nous observons ce 1er octobre 1985 : l'axe I (29,31%) oppose les traits les plus au large des plus côtiers, tandis que l'axe II décrit des positions intermédiaires : un groupe de prélèvements moyennement éloignés (I), un groupe de prélèvements côtiers (II) et la zone portuaire de Boulogne-sur-mer (III) toujours bien individualisée.

Le gradient Nord-Sud observé jusqu'en été semble estompé.

En raisonnant en terme de similarité qualitative (fig. 8b), nous retrouvons ces ordinations avec un groupe de prélèvements côtiers (II) et

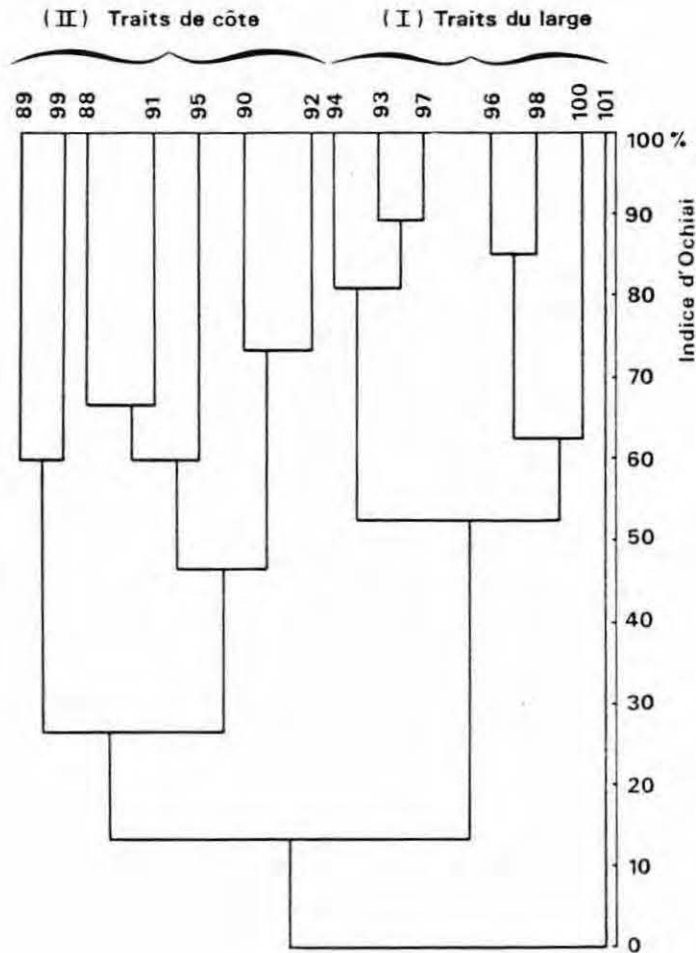
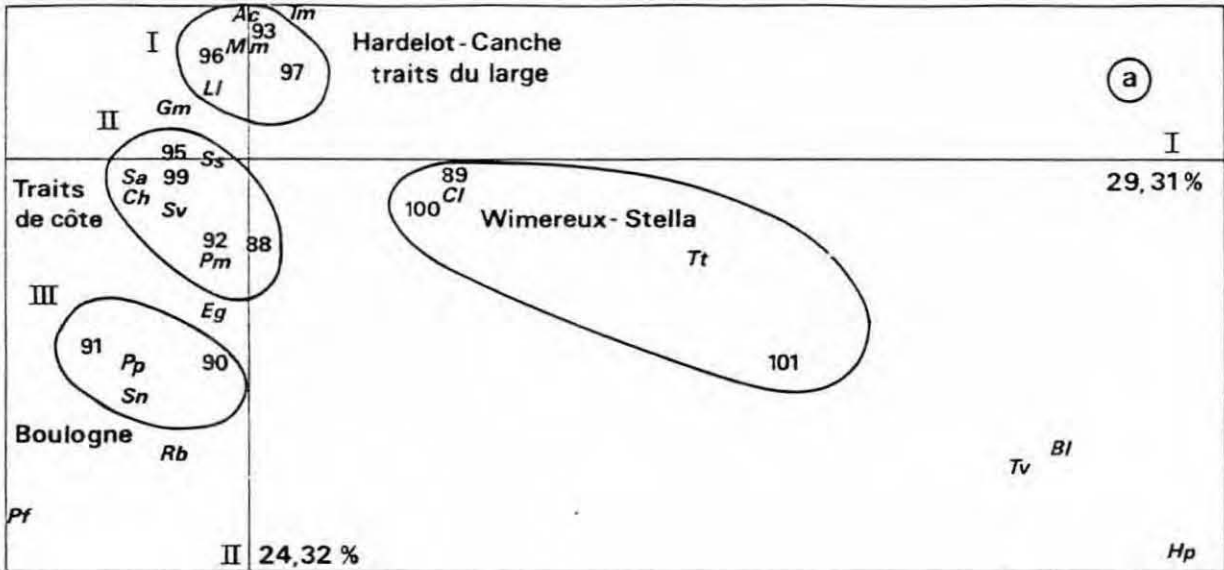


Figure 8 : Automne (1er octobre 1985) : AFC (a) - Projections dans le plan factoriel (I, II) des vecteurs "stations" et "espèces", et dendrogramme obtenu par calcul de la similarité qualitative d'Ochiai (b).

un groupe de prélèvements du large (I).

La similarité quantitative permet de retrouver l'affinité port-estuaire qui s'individualise du reste des prélèvements.

Pour ce qui concerne le cortège d'espèces présentes en automne, on retrouve la plie en zone portuaire opposée au dragonnet du large le long de l'axe I et à trois espèces inféodées à des prélèvements moyennement éloignés qui sont la limande, la souris, le merlan (Merlangius merlangus, L.) (qui apparaît dès le mois de septembre) et le tacaud.

Sole et gobie se récoltent préférentiellement à la côte.

2.1.1.5. Hiver 1985-1986

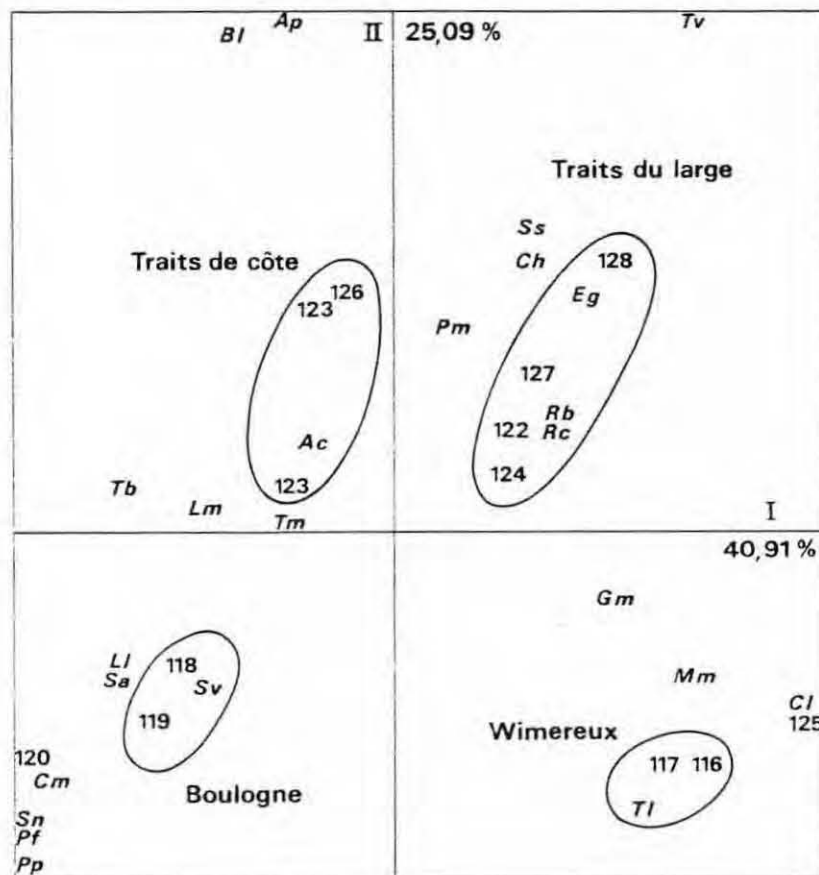


Figure 9 : Hiver (8 décembre 1985) : A.F.C. - Projections dans le plan factoriel (I, II) des vecteurs "stations" et "espèces"

Le profil de l'A.F.C. (Fig. 9) obtenu pour les prélèvements du 8 décembre 1985 rappelle ceux du 27 février 1985 avec toutefois quelques nuances supplémentaires : le gradient côte-large est cette fois plus marqué par des oppositions nettes entre stations côtières et stations éloignées le long des deux premiers axes (66% de l'inertie) ; on retrouve ces ordinations en similarité quantitative.

Le peuplement ichthyologique est presque identique à celui de février : limande, gobie et sole (qui se rencontre préférentiellement en zone portuaire), callionyme et plie (qui a été moins souvent récoltée) ; on peut noter la réapparition d'espèces hivernales telles que le hareng et le sprat.

Les prélèvements du 17 février 1986 n'apportent guère d'informations supplémentaires, néanmoins les résultats obtenus appellent quelques commentaires :

1 - la sole semble avoir remplacé la plie en position dominante du peuplement dans la zone portuaire en ce début 1986.

2 - le port de Boulogne-sur-mer reste distinct des autres stations.

3 - comme nous l'avons précédemment remarqué, Wimereux semble se comporter comme les autres stations de la zone d'étude et ne pas s'individualiser particulièrement : le gradient Nord-Sud semble moins marqué.

2.1.1.6. Printemps 1986

Comme au printemps 1985, les prélèvements du 5 mai 1986 nous présentent une structure éclatée après l'A.F.C. réalisée sur le tableau 11 prélèvements x 19 espèces, où l'axe I qui extraie 38,14% de l'inertie décrit le gradient côte-large tandis que l'axe II (22,03%) décrit le gradient Nord-Sud.

On retrouve le même peuplement ichthyologique échantillonné avec toutefois une opposition entre la limande et la plie et sole le long de

l'axe I.

2.1.1.7. Eté 1986

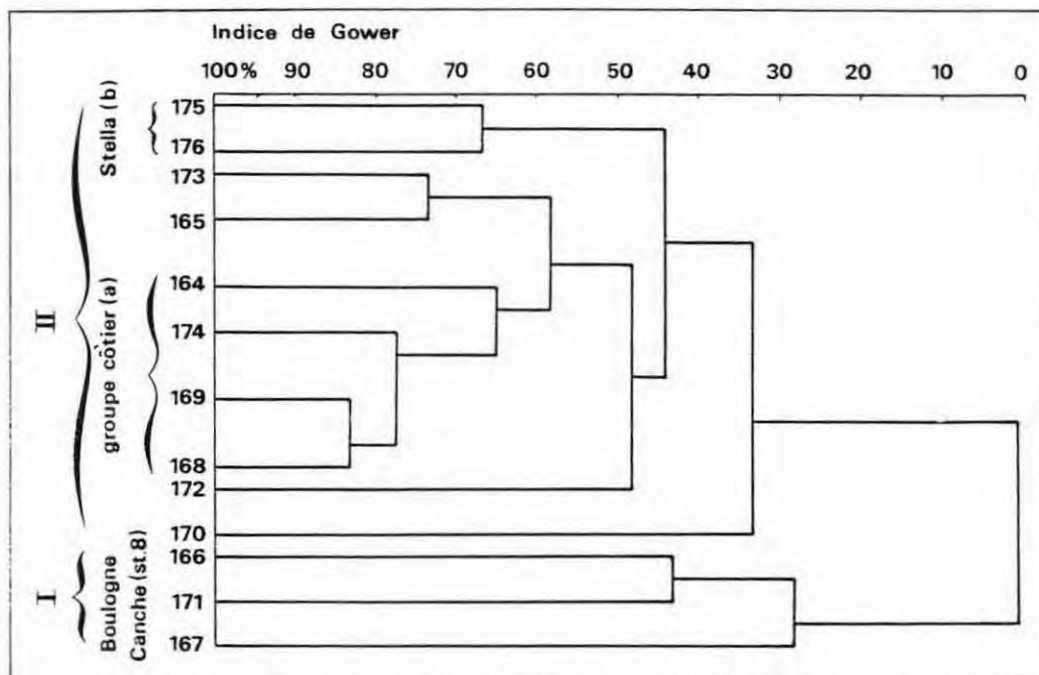


Figure 10 : Eté (2 juin 1986) : Dendrogramme obtenu par calcul de la similarité quantitative de Gower.

Les données récoltées le 2 juin 1986 (matrice 13 x 17) nous permettent d'observer une structure générale identique à celle rencontrée le 2 juillet 1985.

La zone portuaire s'individualise le long de l'axe I (42,26%) tandis que l'axe II (22,51%) décrit le gradient côte-large face à Stella-Plage et sépare l'estuaire de la Canche de la zone de Stella.

L'étude des dendrogrammes nous permet de retrouver ces ordinations :

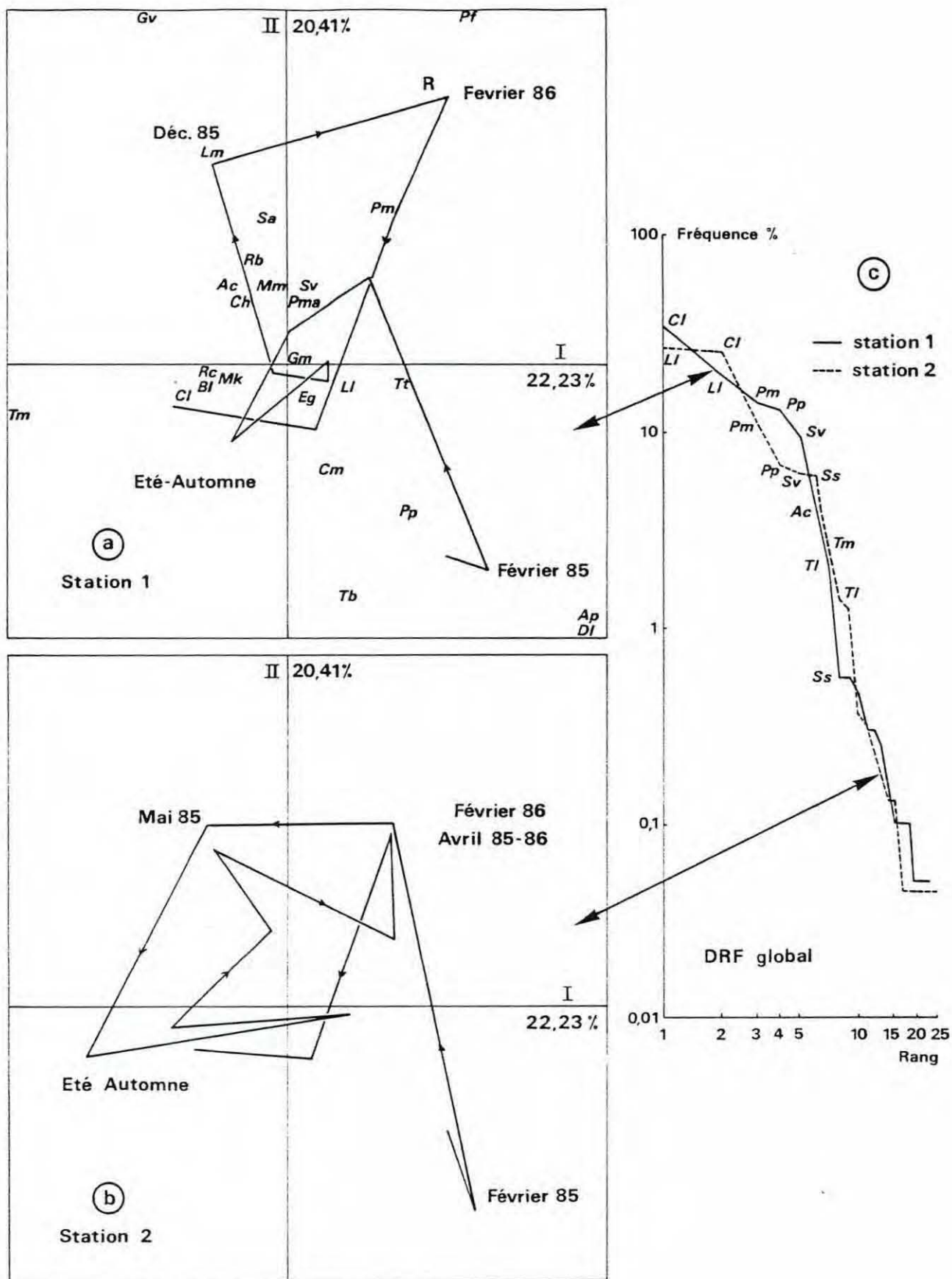


Figure 11 : Wimereux : AFC - Projections dans le plan factoriel (I, II) des vecteurs "espèces" et "stations 1" (a), "stations 2" (b) et DRF globaux (c).

la similarité qualitative d'Ochiai décrit le gradient côte-large tandis que la similarité quantitative de Gower (fig. 10) partitionne le port et la sortie estuarienne (I) par rapport au reste des prélèvements (II) avec des ségrégations selon le gradient côte-large : on y retrouve un groupe de traits éloignés (stations 12 et 13) au large de Stella (b) et un groupe côtier (1, 11, 6 et 5) (a).

Pour ce qui concerne le peuplement ichthyologique, nous retrouvons la même composition et la même répartition ce 2 juin 1986 qu'en été 1985.

2.2. Analyse saisonnière par zone d'échantillonnage

La zone nourricière s'étendant de Wimereux à Stella-Plage le long du Pas-de-Calais (aire de prospection longue d'environ 60 km et d'une largeur atteignant la limite des trois milles marins) présente la caractéristique d'être située en "mer ouverte", soumise à de forts bouleversements courantologiques et météorologiques ; à l'exception peut-être de la zone portuaire de Boulogne-sur-mer qui semble se comporter comme une zone semi-abritée.

L'analyse détaillée de chacune des cinq grandes zones réparties selon un gradient Nord-Sud doit nous permettre de préciser les variations spatio-temporelles des populations et d'apprécier l'homogénéité du peuplement ichthyologique et ses micro-fluctuations en fonction des caractéristiques inhérentes à chaque zone.

2.2.1. Résultats

2.2.1.1. "Wimereux"

L'analyse factorielle (fig. 11a et b) réalisée à partir des données récoltées face à Wimereux (27 espèces x 26 prélèvements) nous permet de remarquer une évolution temporelle sensiblement identique pour les traits de côte et pour les traits du large.

L'axe I (22,23% de l'inertie) discrimine la période été-automne par rapport à l'hiver, tandis que l'axe II (20,41% de l'inertie) permet

d'apprécier l'opposition entre février 1985 et février 1986 - phénomène que l'on peut attribuer à une différence de "comportement" entre les traits de côte et ceux du large : diversité spécifique en baisse pour les traits de côte (station 1) et en hausse pour les traits du large (station 2) : le 27 février 1985 $H'_1 = 1,182$ et $H'_2 = 1,845$; le 17 février 1986 $H'_1 = 0,614$ et $H'_2 = 2,138$ (fig. 22).

Pour ce qui concerne les espèces rencontrées face à Wimereux, nous retrouvons les individus inféodés à notre nourricerie et caractéristiques des saisons de récolte : sprat d'hiver (espèce que nous avons dû classer en supplémentaire pour effectuer les calculs de l'analyse factorielle vue sont importance numérique), plie de février 1985 opposée le long de l'axe II au gobie de février 1986 et remplacée par la sole en avril-mai ; l'axe I discrimine le callionyme et le petit tacaud (espèces chalutées en période été-automne) de la plie et de la limande.

D'une manière générale les traits de côte et ceux du large présentent une évolution similaire. Les deux micro zones prospectées sur Wimereux semblent homogènes bien que la station 2 (plus au large) montre une diversité légèrement supérieure à la station 1, et des fluctuations plus importantes en nombre d'individus.

Cette homogénéité se remarque également au niveau de la structure du peuplement ichtyologique qui compose cette zone nourricière, structure que nous apprécions à l'aide des DRF lissés : les DRF moyens se superposent et les DRF globaux (fig. 11c) sur lesquels on note la similitude faunistique des deux micro zones prospectées nous permettent de retrouver les espèces principales de la nourricerie.

Callionyme et limande sont les deux populations dominantes de cette zone.

2.2.1.2. "Boulogne-sur-mer"

Les récoltes de la zone portuaire de Boulogne-sur-mer nous permettent d'établir un tableau de contingence croisant 27 espèces et 30 prélèvements.

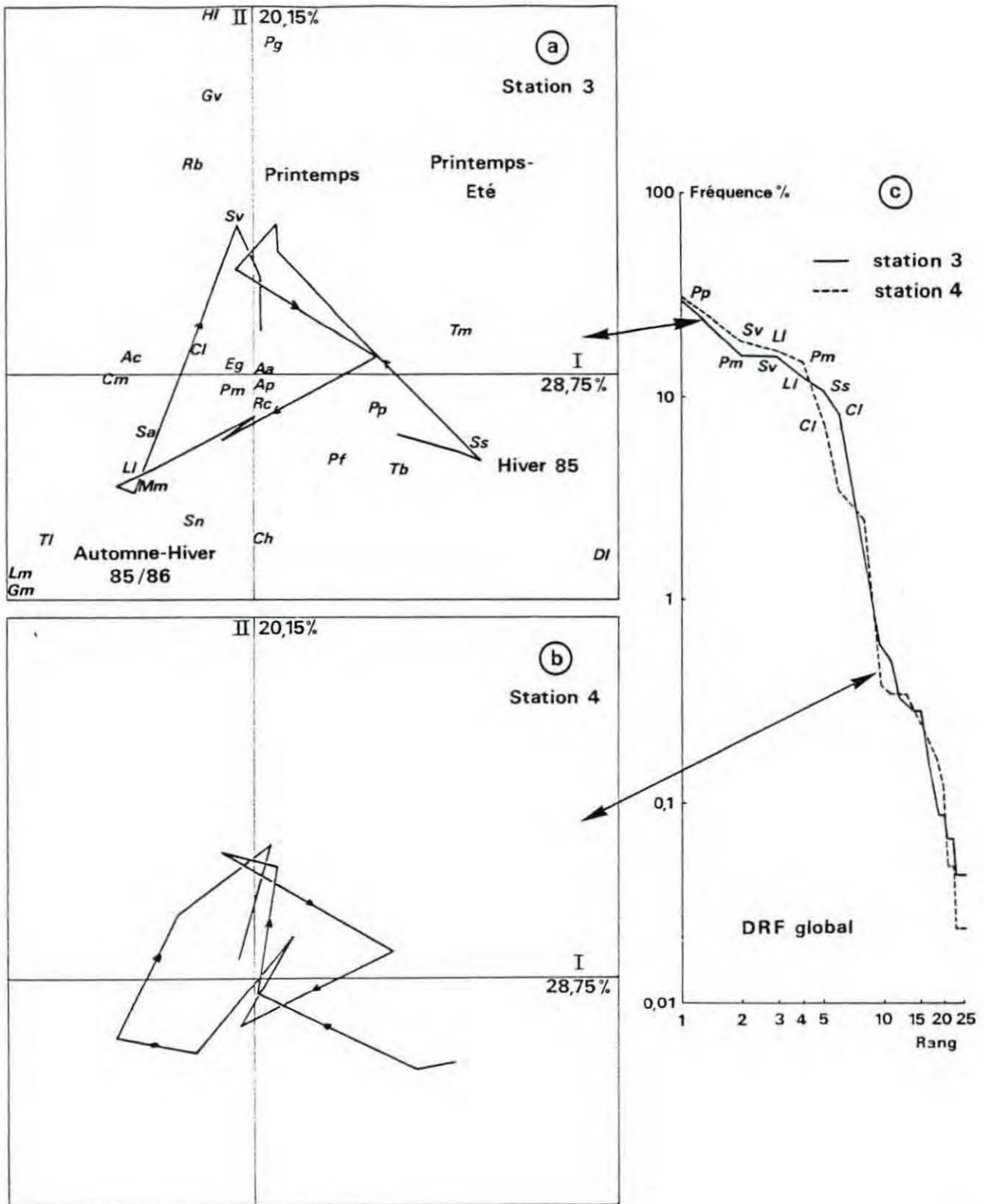


Figure 12 : Boulogne-sur-mer : AFC - Projections dans le plan factoriel (I, II) des vecteurs "espèces" et "stations 3" (a), "stations 4" (b), et DRF globaux (c).

Trois groupes d'échantillons peuvent se distinguer par analyse factorielle des correspondances (Fig. 12a et b) de ce tableau : on retrouve opposés le long de l'axe I (28,75% de l'inertie) l'hiver 1985 (prélèvements de février pendant lesquels plie et sprat ont été particulièrement chalutés) et la période automne-hiver 1985/1986 durant laquelle la limande a été l'espèce dominante du peuplement échantillonné ; l'axe II (20,15%) est défini par groupe printanier et oppose nettement la sole printanière à la limande automnale.

Les stations 3 et 4 évoluent parallèlement : profils des AFC (fig. 12a et b) et courbes des diversités spécifiques superposables (fig. 22).

L'homogénéité structurelle se retrouve également sur les tracés des DRF lissés (fig. 12c). On peut remarquer que la plie constitue la population dominante du peuplement portuaire (peuplement qui ne présente pas de variations importantes dans sa composition faunistique par rapport à nos descriptions précédentes).

2.2.1.3. "Hardelot-Plage"

L'analyse factorielle des correspondances réalisée sur les données collectées face à Hardelot (tableau de 30 espèces x 41 prélèvements) nous permet de retrouver une discrimination saisonnière de trois groupes d'échantillons dont nous pouvons schématiser les profils (fig. 13).

L'axe I (23,32% de l'inertie totale) oppose la saison hivernale à la période printemps-été, tandis que l'axe II (19,34% de l'inertie) discrimine les mois d'hiver : opposition de la période novembre-décembre par rapport aux mois de février.

Pour ce qui concerne les espèces, on peut apprécier l'opposition le long de l'axe I du sprat d'hiver, accompagné du hareng (surtout en février 1985, et qui sont chalutés près des côtes : traits 5 et 6), avec le callionyme ubiquiste de la période printemps-été.

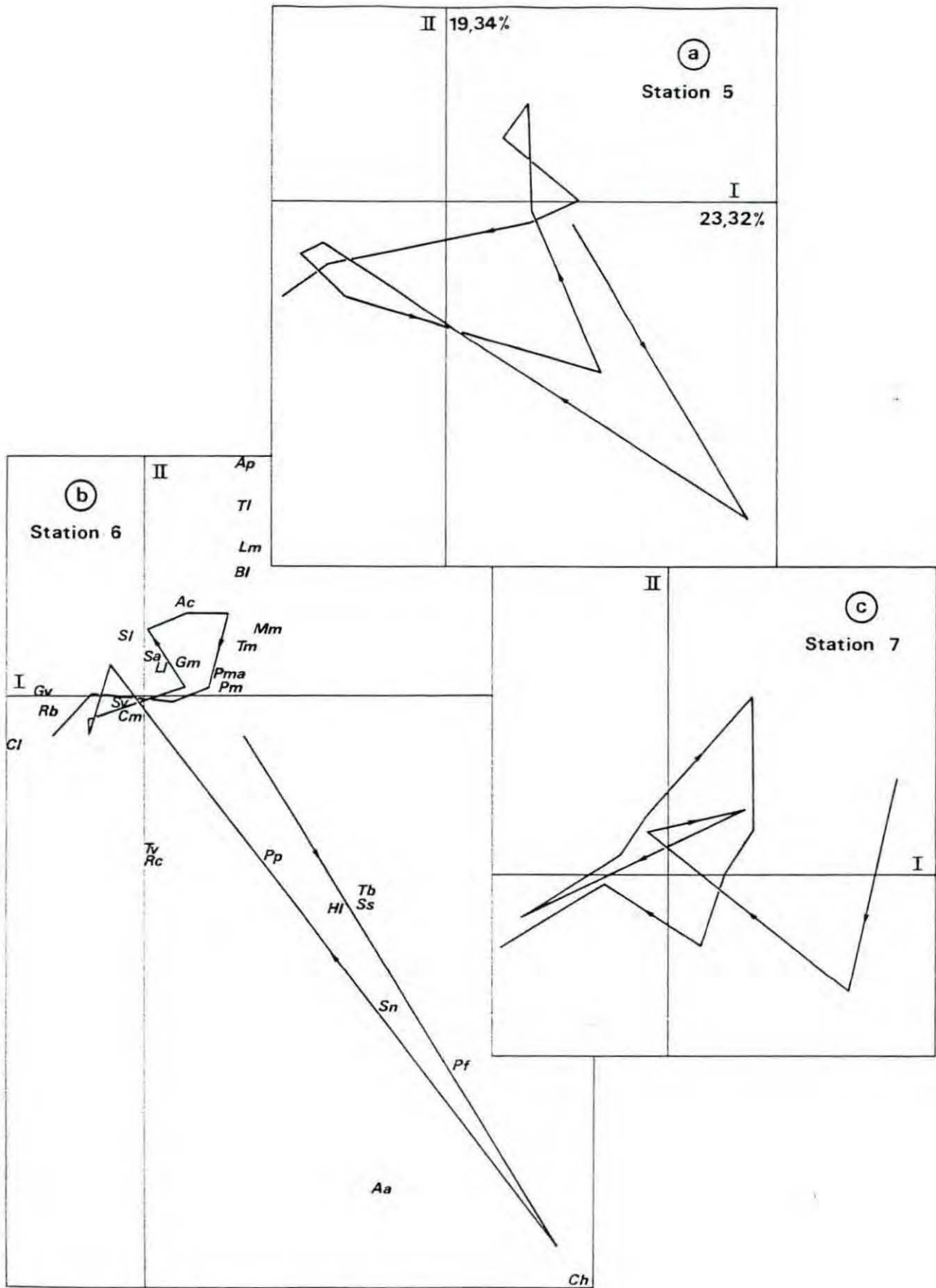


Figure 14 : Hardelot-Plage : AFC - Projections dans le plan factoriel (I, II) des vecteurs "stations 5" (a), "espèces" et "stations 6" (b), et "stations 7" (c).

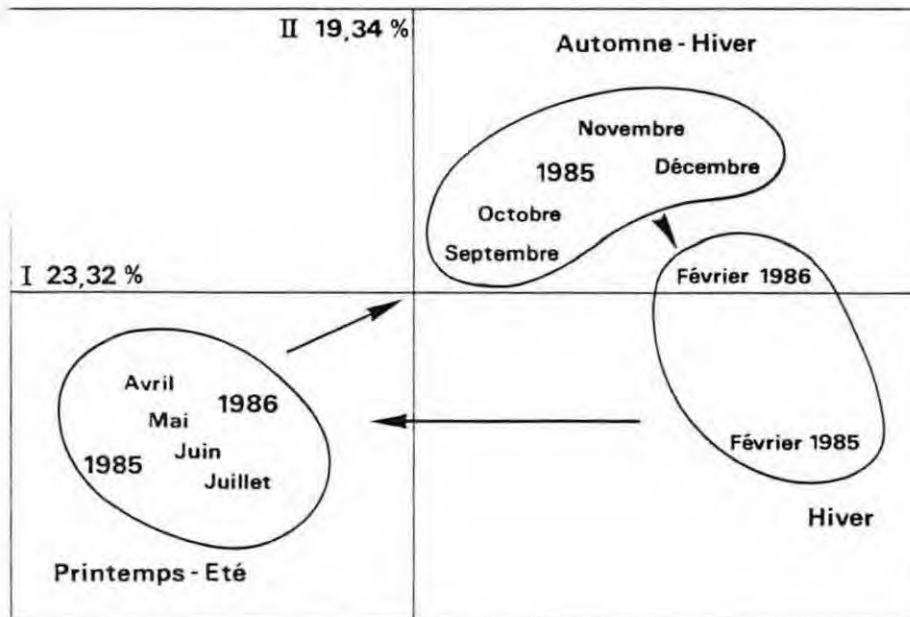


Figure 13 : Hardelot-Plage : évolution saisonnière - schématisation des profils obtenus par A.F.C. dans le plan factoriel (I, II)

L'axe II discrimine la plie côtière (rencontrée dans les chalutages des stations 5 et 6), associée au sprat et au hareng d'hiver, de la souris et du tacaud de la période automne-hiver.

L'analyse détaillée de l'évolution saisonnière de chaque station de prélèvement nous permet de remarquer une similitude dans l'allure générale des profils des trois zones (fig. 14a, b et c), malgré une légère dissemblance au départ pour ce qui concerne les traits 5 et 6 par rapport au trait 7 en février 1985.

Cette observation tend à démontrer qu'il règne une certaine homogénéité (cohérence qualitative et quantitative de la côte vers le large) sur cette zone.

L'étude des DRF lissés nous amène à la même conclusion pour ce qui concerne la structure du peuplement échantillonné face à Hardelot.

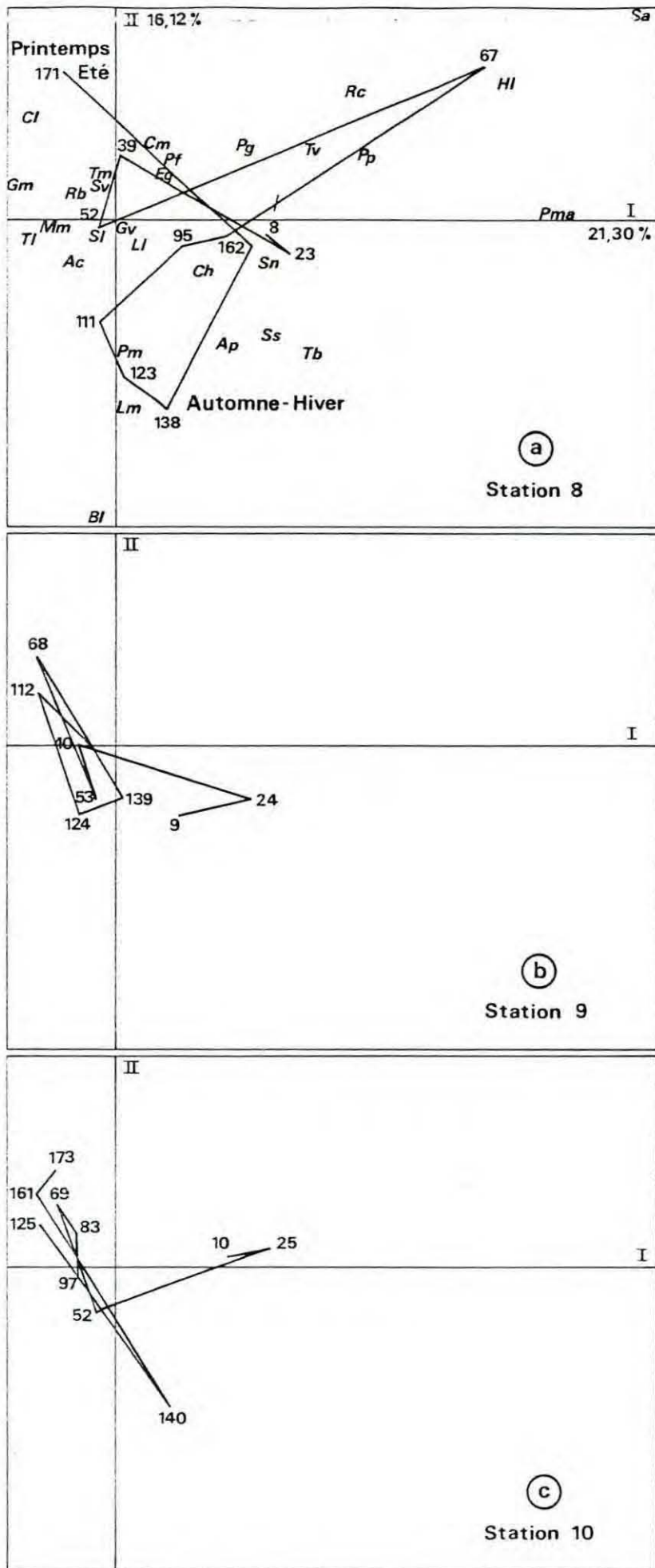


Figure 15 : Embouchure de la Canche : AFC - Projections dans le plan factoriel (I, II) des vecteurs "espèces" et "stations 8" (a), "stations" 9 (b), et "stations 10" (c).

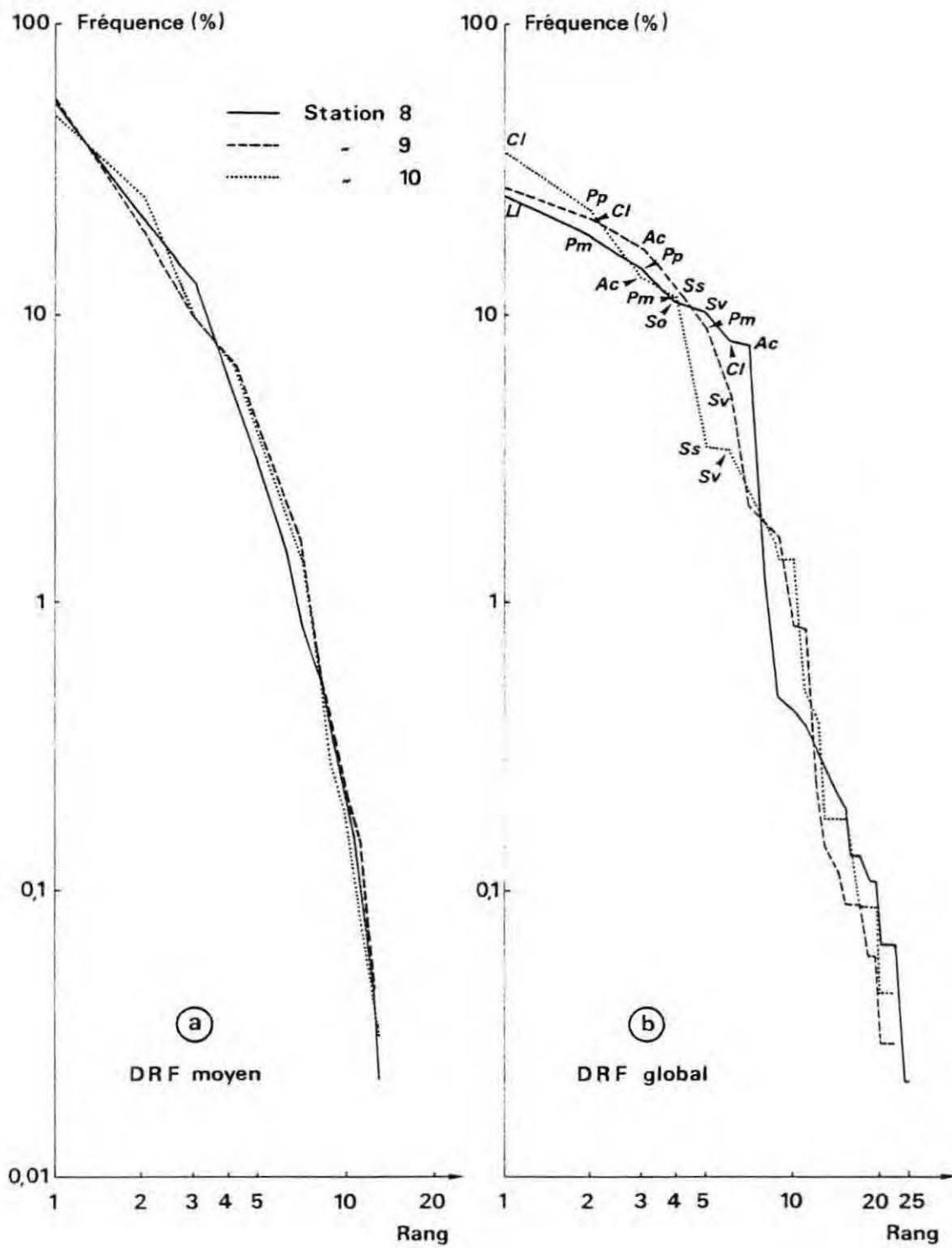


Figure 16 : Embouchure de la Canche : DRF moyens (a) et DRF globaux (b) obtenus pour les stations 8, 9 et 10.

Comme pour Wimereux, callionyme et limande sont les deux populations dominantes du peuplement ichtyologique d'Hardelot.

2.2.1.4. "Embouchure de la Canche"

L'analyse factorielle (fig. 15a, b et c) réalisée sur les captures effectuées face à l'estuaire de la Canche (tableau de contingence croisant 30 espèces et 38 prélèvements) ne nous permet de suivre l'évolution saisonnière que pour la station côtière n° 8 (fig. 15a) : deux groupes d'échantillons distincts se remarquent, un groupe automne-hiver qui s'oppose le long de l'axe II (16,12% de l'inertie) au groupe printemps-été ; exception faite des échantillons du 2 juillet 1985, opposés le long de l'axe I (21,30% de l'inertie) au groupe printemps-été, marqués essentiellement par un recrutement en plie.

Les stations 9 et 10 présentent des profils d'évolution moins éclatés et oscillants de part et d'autre de l'axe I, proches de l'origine (fig. 15b et c).

Pour ce qui concerne les espèces rencontrées, le callionyme (chaluté en période printemps-été et rencontré plus fréquemment aux stations 9 et 10) est opposé à la plie côtière d'été le long de l'axe I, et au gobie côte d'hiver le long de l'axe II.

Ces résultats semblent confirmer nos observations précédentes : à savoir que sur la micro zone correspondant à la sortie estuarienne de la Canche, la station la plus côtière (n° 8) se démarque des stations du large (n° 9 et n° 10).

Néanmoins, l'analyse des allures des courbes obtenues par les tracés graphiques des DRF lissés (fig. 16a et b) nous présentent une certaine homogénéité dans la distribution des individus en espèces : la structure générale du peuplement échantillonné semble rester constante et régulière.

La dissemblance qui semble exister entre la station 8 et les

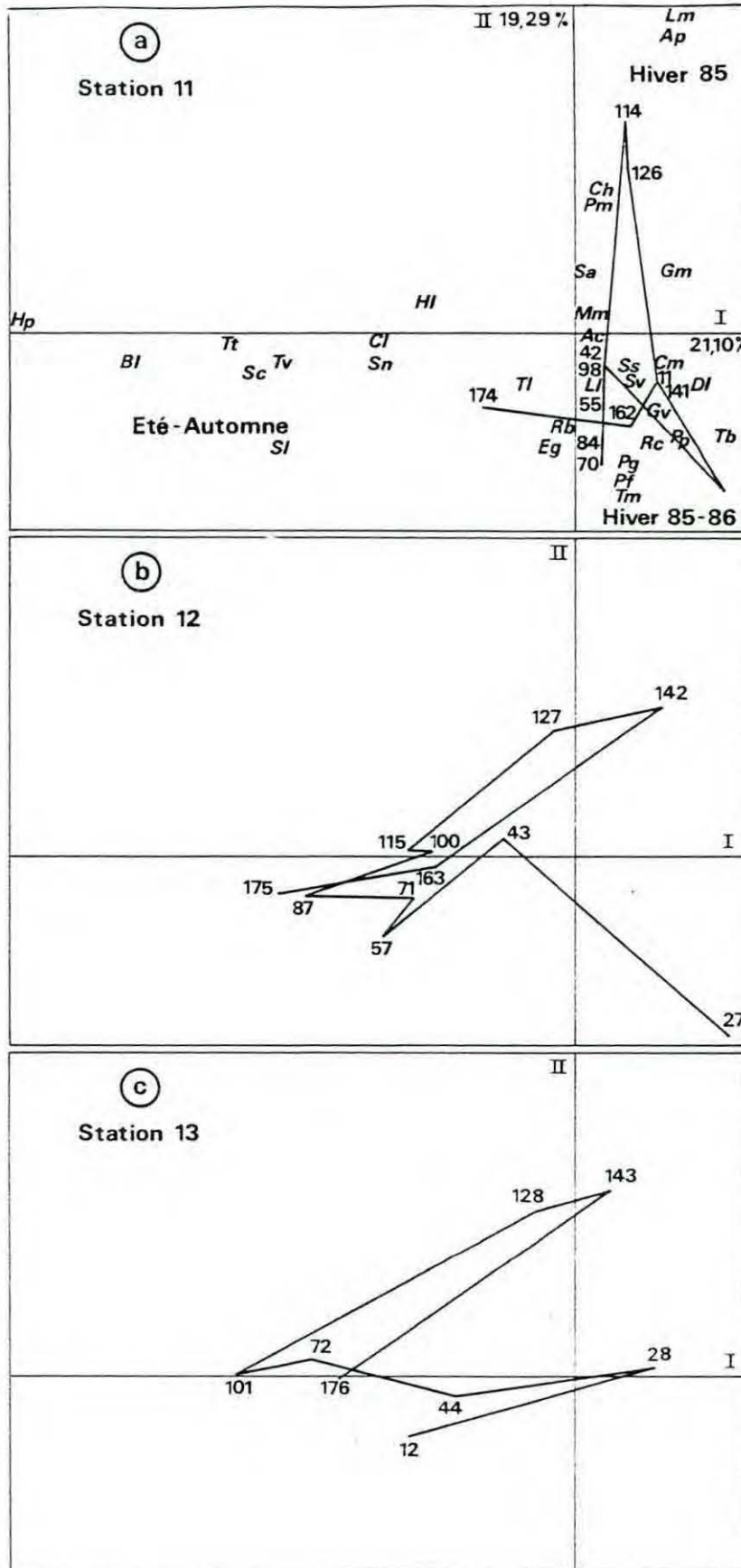


Figure 17 : Stella-Plage - Projections dans le plan factoriel (I, II) des vecteurs "espèces" et "stations 11" (a), "stations 12" (b), et "stations 13" (c).

stations 9 et 10 est probablement dûe à la différence dans la distribution des individus en espèces principales : on remarque que la population dominante du peuplement est la limande accompagnée à la côte par le gobie et la plie, tandis qu'elle est accompagnée au large par le callionyme et la souris ; cette distribution côtière expliquerait la ressemblance (qualitative et quantitative décrite précédemment) avec les stations portuaires où nous retrouvons plie, limande et gobie dans les quatre premiers rangs des DRF globaux (fig. 12c), sans noter de changement dans la composition faunistique globale des deux peuplements échantillonnés : il s'agirait donc du même peuplement échantillonné sur deux zones différentes et non de deux peuplements différents.

2.2.1.5. "Stella-Plage"

Après l'analyse factorielle (fig. 17a, b et c) réalisée sur les données collectées face à Stella (matrice de 32 espèces x 37 prélèvements), nous pouvons constater que l'axe I (21,10 % de l'inertie) se trouve être décrit par un groupe d'échantillons prélevés en été-automne, tandis que l'axe II (19,29% de l'inertie) est décrit par un groupe d'échantillons récoltés en hiver.

On notera également que le callionyme (chaluté principalement aux stations 12 et 13) représente l'espèce structurante de l'axe I, tandis que l'axe II oppose le gobie ubiquiste d'hiver à la limande côtière de printemps et au capelan.

Il est intéressant d'observer la différence nette entre les profils des évolutions saisonnières des stations 11, 12 et 13 (fig. 17a,b et c). Les allures des stations 12 et 13 sont similaires et totalement différentes de l'allure générale présentée par la station 11. Il semblerait que le gradient côte-large soit plus marqué pour les échantillons récoltés face à Stella en comparaison de nos autres zones d'échantillonnage.

En raisonnant en terme de similarité qualitative (fig. 18) ou quantitative, nous retrouvons cette discrimination côte-large avec un groupe d'échantillons de la station 11 prélevés à des dates différentes

et un groupe d'échantillons appartenant aux stations 12 et 13.

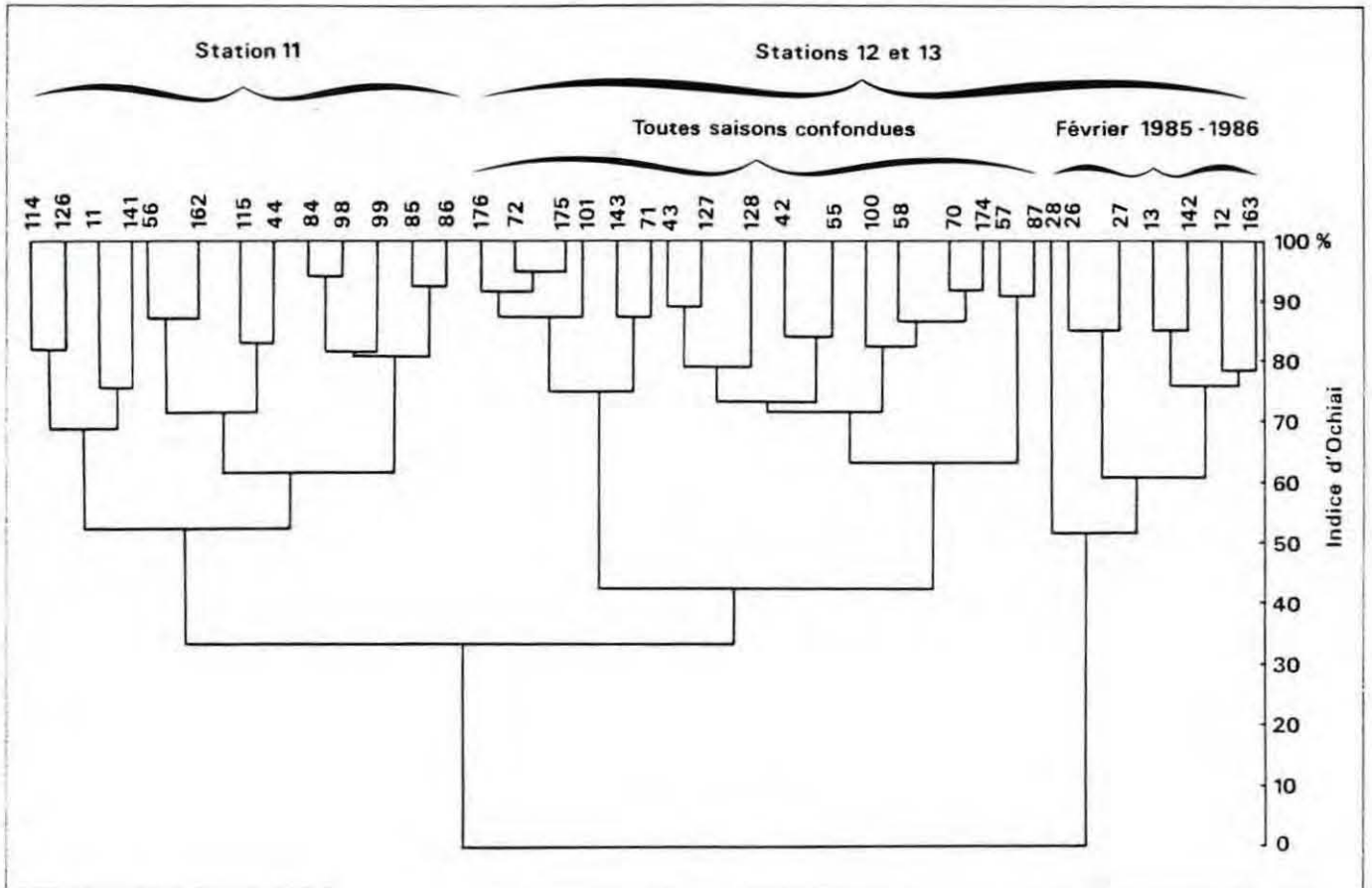


Figure 18 : Stella-Plage : Dendrogramme obtenu par calcul de la similarité qualitative d'Ochiai

Cette différence peut se remarquer également quand on analyse les valeurs des effectifs et des richesses spécifiques (les données numériques rencontrées à la station 11 sont supérieures à celles des

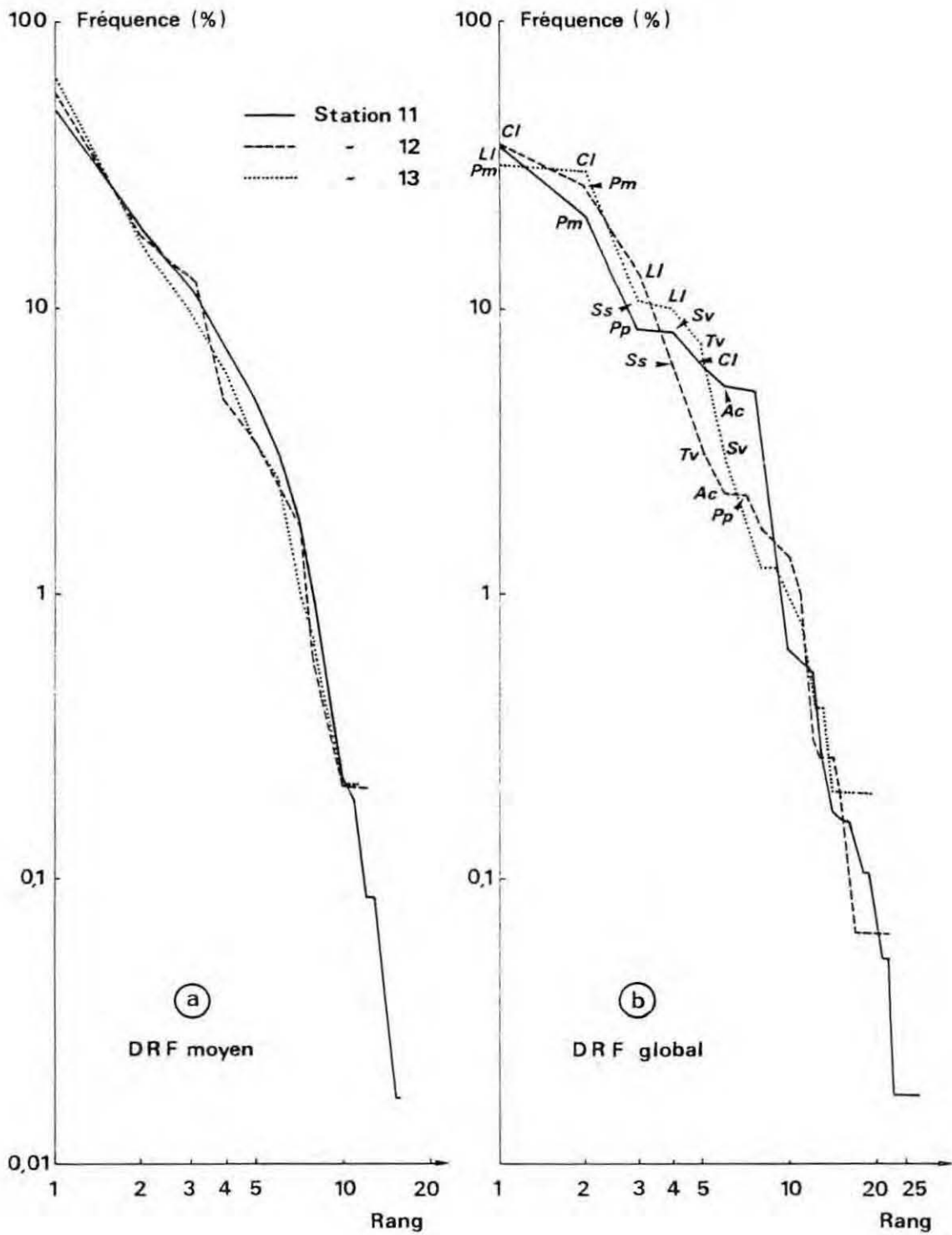


Figure 19 : Stella-Plage : DRF moyens (a) et DRF globaux (b) obtenus pour les stations 11, 12 et 13.

stations 12 et 13 (voir annexe 2 : tableau des données générales) ; néanmoins ce phénomène est moins net à l'étude des courbes de diversité spécifique (fig. 22).

Pour ce qui concerne la structure du peuplement ichthyologique échantillonné face à Stella, on peut remarquer son homogénéité à l'aide des DRF lissés (fig. 19a et b). Les allures des courbes obtenues sont similaires et superposables : on ne retrouve pas de différence nette entre les traits de côte et ceux du large. La démarcation de la station 11 pourrait s'expliquer par une distribution différente des individus en espèces principales : limande, gobie et plie sont les populations côtières dominantes du peuplement tandis que callionyme, gobie et limande dominant au large.

2.3. DISCUSSION

L'étude "par saison" a consisté à suivre dans le temps la classification spatiale des échantillons sur la base des profils faunistiques. L'étude "par zone" a consisté à comparer les variabilités saisonnières des différentes zones retenues.

Les résultats obtenus aboutissent à :

1 - Les espèces hivernales principales sont le sprat, rencontré principalement dans le sud, et la plie, portuaire. Elles sont accompagnées par la limande, le gobie, le flet et le hareng. Progressivement, nous voyons apparaître la souris, le grondin et les tacauds.

La sole apparaît en été 1985 et, en zone portuaire, s'associe à la plie qu'elle remplace en tant qu'espèce dominante du peuplement en hiver 1985-1986.

Les espèces principalement estivales, sont au large la limande et à la côte les callionymes associés aux gobies.

Il n'y a pas de différences fondamentales dans les compositions faunistiques des différentes zones. Pour chacune d'elles, les espèces hivernales (sprat, limande, plie) sont progressivement remplacées par le callionyme, les tacauds, la souris et la sole, ces quatre espèces et

surtout la sole étant en position dominante au printemps et en été.

La limande et le callionyme sont en été et en automne les deux populations dominantes du peuplement.

2 - Tout le long du cycle d'étude, les stations portuaires 3 et 4 (Boulogne-sur-mer) se démarquent des autres. Cette zone s'individualise quelle que soit la saison. Cela peut être dû à son confinement relatif : protection offerte par les digues, bien que de fortes perturbations hydrodynamiques et sédimentaires sévissent sur cette zone.

Les espèces qui composent le peuplement de cette partie de la nourricerie sont principalement la plie (dominante, la sole, la limande, le gobie, le callionyme et la souris, accompagnées durant les saisons froides du sprat et du capelan.

3 - A chaque date de récolte, il est possible de noter l'association des stations portuaires (3 et 4) avec la station estuarienne côtière (8) : celle-ci présente des similitudes qualitatives et quantitatives proches de celles observées en zone portuaire.

Néanmoins, bien que le peuplement ichtyologique soit composé des mêmes populations, les Pleuronectiformes y semblent moins dominants.

Les flux saisonniers de populations sont plus marqués : le sprat d'hiver (accompagné du hareng) est progressivement remplacé par les Pleuronectiformes (sole, plie et limande) de l'été (phénomène bien visible en 1985), accompagnés par le callionyme durant l'été 1986.

4 - Le gradient faunistique nord-sud peut se remarquer pendant l'hiver 1984-1985, il s'estompe progressivement à partir de l'automne 1985 : les stations les plus au nord (1 et 2 : zone de Wimereux) présentent des caractéristiques qualitatives et quantitatives identiques aux stations les plus au sud.

Cette homogénéisation est particulièrement nette en été 1985, à l'automne 1985, en hiver 1985-1986 et en été 1986.

Ces résultats, comme il a été dit, proviennent d'une classification numérique des échantillons sur la base des profils faunistiques.

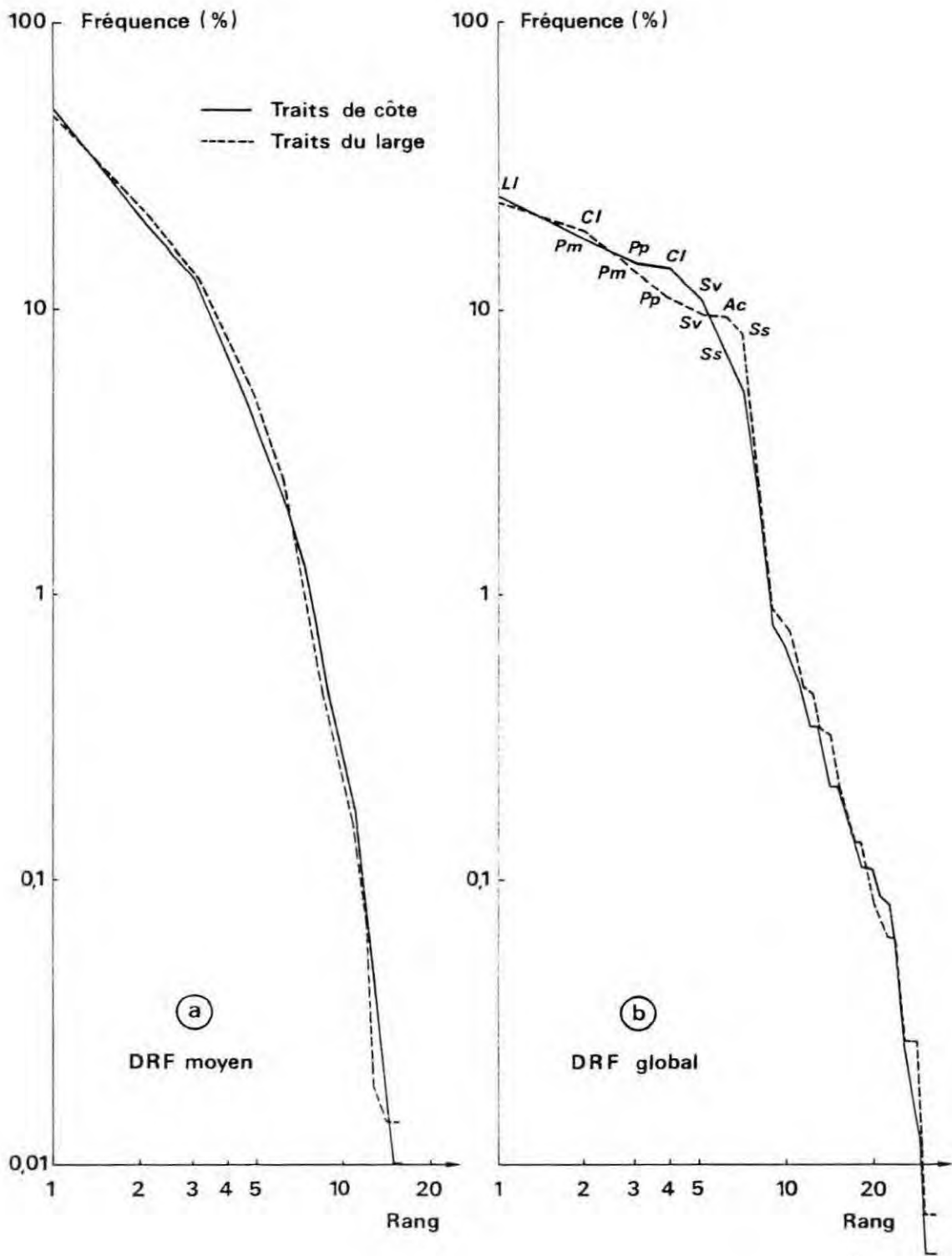


Figure 20 : La nourricerie : DRF moyens (a) et DRF globaux (b) obtenus pour l'ensemble des traits de côte et pour l'ensemble des traits du large.

Nous pouvons dire que d'une manière générale, ce gradient nord-sud (sur lequel nous avons bâti notre plan initial d'échantillonnage) ne semble pas être vérifié dans sa totalité. Chacune des stations d'échantillonnages représente en fait une micro zone au sein d'une même zone (que nous pouvons appeler "zone fille") appartenant elle-même à l'aire nourricière totale (que nous pouvons appeler "zone mère") ; en effet, bien que des légères fluctuations dues aux flux saisonniers des populations (flux inhérents à la bio-éthologie des espèces elles-mêmes) entraînent certaines variations dans les compositions faunistiques, dans les diversités spécifiques et dans les structures du peuplement échantillonné, nous pouvons apprécier une certaine cohérence qualitative, quantitative et structurelle au sein de chacune des "zones filles" et également au sein de notre nourricerie littorale.

Seule la distribution des individus en espèces principales varie selon la "zone fille" sans modification de la composition faunistique générale ou de la structure du peuplement ichtyologique échantillonné.

5 - Le gradient faunistique côte-large, se vérifie sur des distances inférieures au demi mille marin. A partir de l'été 1985, il est bien visible pour les stations échantillonnées face à l'estuaire de la Canche et pour celles récoltées face à Stella. Le gradient est marqué à partir de l'automne 1985 où les prélèvements côtiers se distinguent de ceux du large par des similarités qualitatives et quantitatives différentes. Ces différences sont bien visibles pour les stations 8, 9 et 10 (Estuaire de la Canche) : la station 8 se démarque fortement des stations 9 et 10 pendant l'hiver 1985-1986, au printemps 1986 et en été 1986.

Pour ce qui concerne ce gradient côte-large (deuxième hypothèse de travail), mise à part la démarcation des traits de côte par rapport aux traits du large, récoltés face à la Canche et à Stella, nous avons observé une grande homogénéité caractérisant chacune des zones de prospection. L'analyse des allures des courbes obtenues pour les D.R.F. lissés (fig. 20a et b) de l'ensemble des traits de côte : micro zone n° 1, 3, 5, 8 et 11, et de l'ensemble des traits du large : micro zone n° 2, 4, 6, 9 et 12, nous confirme l'existence de cette homogénéité (les allures des courbes des D.R.F. globaux (fig. 20b) et des D.R.F. moyens

(fig. 20a) sont similaires et superposables), et tend à démontrer que le gradient côte-large semble ne pas se vérifier sur notre aire d'étude.

L'analyse détaillée des différents D.R.F. lissés obtenus sur l'ensemble des micro zones, des "zones filles" et de la "zone mère" nous permet d'apprécier l'homogénéité structurelle et la composition faunistique du peuplement.

Nous pouvons préciser que la limande représente la population dominante de cette nourricerie et que le peuplement ichtyologique échantillonné le long du Pas-de-Calais se compose également des populations de callionyme, de gobie, de plie, de sole, de souris, de sprat et de capelan (ces populations sont citées par ordre d'importance décroissante).

2.4. CONCLUSION

L'ensemble des résultats que nous avons obtenus démontrent :

- une même composition qualitative,
- les mêmes D.R.F. lissés,
- seuls les rangs des espèces permutent selon les saisons où les gradients spatiaux et aléatoirement.

Pour dire qu'un peuplement est le même ou qu'il y a deux peuplements il nous manque une définition des états discernables.

Pour répondre finalement à la question : "Y a-t-il un ou plusieurs peuplements ?", nous reviendrons sur les discussions déjà anciennes relatives à la modélisation d'ensembles interactifs d'espèces.

Kerner (1957, 1959) établit que dans un système comprenant un grand nombre d'espèces en interactions, celles-ci fluctuent avec des oscillations déphasées tout en conservant la même distribution des individus en espèces ("structure quantitative"). Les espèces pouvant permuter entre elles au sein de cette distribution.

Maynard Smith (1975) conteste ce modèle multispécifique en rappelant que dans la réalité, un peuplement identifié possède toujours les mêmes espèces rares et les mêmes espèces abondantes.

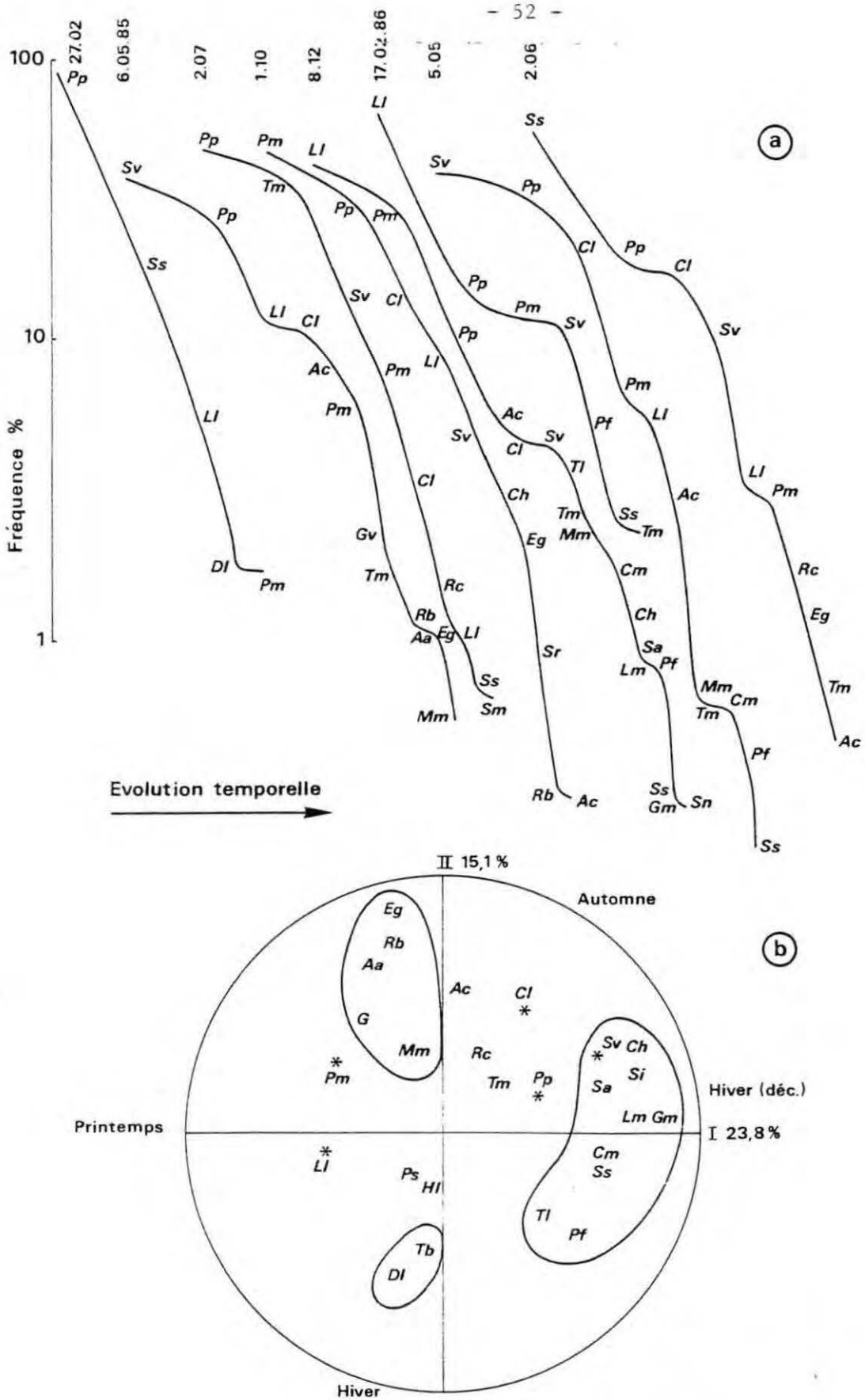


Figure 21 : Boulogne-sur-mer (station 3) : Evolution temporelle des DRF individuels (a) et A.C.P. - Projections dans le plan factoriel (I, II) des vecteurs "espèces" (b) [les espèces des 5 premiers rangs des DRF sont marquées * ; les groupes correspondent à des espèces moyennement corrélées entre elles : $0,65 > r > 0,50$].

Or, ce raisonnement est circulaire (Frontier, 1986) : dans la mesure où on définit un peuplement par la permanence des proportions relatives, alors bien sûr le modèle de Kerner ne décrit pas un peuplement unique. Si au contraire, on admet que dans un peuplement les fluctuations quantitatives des espèces ne sont pas indépendantes et sont liées par des interactions aboutissant à une même distribution, alors le modèle de Kerner est pertinent et semble bien réalisé dans un ensemble d'espèces en compétition pour l'espace et la nourriture comme le semble être la nourricerie étudiée ici.

Nous concluons donc à l'existence d'un peuplement unique présentant des fluctuations temporelles et spatiales, déterminées et aléatoires, dans les dominances d'espèces.

2.5. LE PEUPLEMENT ICTHYOLOGIQUE

L'analyse des résultats obtenus pour l'étude de la variabilité spatio-temporelle permet de conclure à l'existence d'un seul peuplement composé de populations de juvéniles ; populations non obligatoirement interconnectées mais qui ont pu l'être dans le passé ou qui pourraient le devenir.

Le pas d'échantillonnage adopté permet l'observation des fluctuations saisonnières dans les compositions faunistiques locales, (donc des diversités spécifiques et des structures du peuplement échantillonné suivant la zone) sans modification de la composition faunistique générale ou de la structure du peuplement ichthyologique ; seule la distribution des individus en espèces varie.

Le suivi de l'évolution temporelle des DRF individuels pour la station 3 de Boulogne-sur-mer (fig. 21a), par exemple, nous permet de préciser les fluctuations faunistiques dues à des remplacements successifs en espèces principales dans les premiers rangs.

Ces flux saisonniers de populations semblent entraîner une sorte de phénomène du type "turn-over" au niveau structurel dans ces premiers rangs sans toutefois modifier la composition faunistique générale

observée (nous retrouvons toujours les mêmes espèces).

Pour ce qui concerne les quatre premiers rangs des DRF - station 3 nous avons occupations successives par les populations de plie, de limande et de sole, accompagnées par celles du gobie, du callionyme et du sprat ; distributions identiques à celle obtenue par lissage et représentée sur le DRF global de la figure 12c.

De plus, ces populations ne semblent pas être interconnectées entre elles. Une méthode numérique complémentaire par analyse en composantes principales (A.C.P. - logiciel Econum - Leprêtre et Leprêtre, 1986) réalisée sur le tableau de contingence croisant 26 espèces et 15 prélèvements (fig. 21b) permet de confirmer nos observations sur les flux saisonniers composés de petits groupes d'individus dont les populations en espèces rares sont faiblement corrélées entre elles ($0,65 > r > 0,50$), tandis que nous ne constatons pas de corrélation significative entre les populations dominantes (structurantes) de ce peuplement.

Ces remarques nous permettent également une justification théorique de nos méthodes de lissage des DRF (Safran, 1987) ; en particulier dans l'utilisation des DRF globaux pour la description de la structure et de la composition faunistique du peuplement échantillonné.

L'analyse du tableau 1 nous permet d'établir la liste faunistique en espèces principales qui composent le peuplement ichtyologique de la zone nourricière située le long du Pas-de-Calais, à savoir :

1 - Les quatre populations dominantes ou "structurantes" du peuplement (présentées par ordre d'importance décroissante) sont celles de la limande, du callionyme, du gobie et de la plie.

2 - Les quatre populations "accompagnatrices" (présentées par ordre d'importance) sont celles de la sole, du sprat, de la souris et du petit tacaud.

Stations d'échantillonnage			Zones d'étude
2 L l C l P m P p S v S s T m T l	1 C l L l P m P p S v A c T l S s		Wimereux
4 P p S v L l P m C l A c S s T m	3 P p P m S v L l S s C l T m A c		Boulogne-sur-mer
7 C l L l S s A c S v T m T l P m	6 L l S s C l A c P m S v P p T l	5 C l L l P m S s P p S v A c T l	Hardelot-Plage
10 C l L l A c P m S s S v M m P p	9 L l C l A c S s P m S v M m P p	8 L l P m P p S s S v C l A c	Embouchure de la Canche
13 P m C l S s L l T v S v A c P p	12 C l P m L l S s T v A c P p	11 L l P m P p S v C l A c S s T m	Stella-Plage

Tableau 1 : Résumés faunistiques des DRF globaux obtenus par zone
(les espèces des 8 premiers rangs sont classées par rang
croissant de haut en bas).

NOTE : DIVERSITE SPECIFIQUE DE QUALITE DU MILIEU

L'étude de la diversité n'est intéressante que si elle se fait dans le contexte spatio-temporel où est organisé l'écosystème (Cancela da Fonseca, 1980).

Parmi les causes notoires de variation de la diversité, la pollution a été souvent signalée. Par exemple Wilhm et Dorris (1968), en étudiant une faune benthique, ont trouvé que la diversité est réduite au point d'arrivée d'une pollution chimique importante ; ils ont constaté des valeurs de la diversité inférieures à 1 dans les zones où la pollution était très forte, des valeurs comprises entre 1 et 3 dans des zones présentant une pollution modérée et des valeurs supérieures à 3 dans des zones d'eaux limpides.

Bien qu'il existe peu de travaux publiés sur les indices de diversité appliqués aux peuplements de poissons et utilisés comme indicateurs de pollution, Katz et Gaufin (1953) ont remarqué une complète absence de poissons dans des eaux fortement polluées (égouts domestiques et industriels).

Tsai (1968), en étudiant l'effet des égouts chlorés sur les poissons de la rivière de Patuxent, a vérifié que la diversité est sérieusement réduite dans la zone d'arrivée des affluents et augmente au fur et à mesure que l'on s'éloigne de la source de pollution ; néanmoins, selon Odum (1971), les communautés à haute productivité peuvent avoir une basse diversité : c'est le cas des estuaires des zones tempérées.

Dans le cadre de notre étude, nous nous sommes intéressés aux variations saisonnières de la diversité par zone d'étude, en particulier pour vérifier l'impact de la pollution métallique signalée le long du Pas-de-Calais (Wartel, com. pers.) sur notre nourricerie, et en comparant nos résultats avec ceux obtenus par divers auteurs ayant abordé les problèmes reliant les potentialités halieutiques et la qualité du milieu marin.

Tableau 2 : Diversité spécifique (valeurs minimales et maximales de l'indice de Shannon) par zone d'échantillonnage

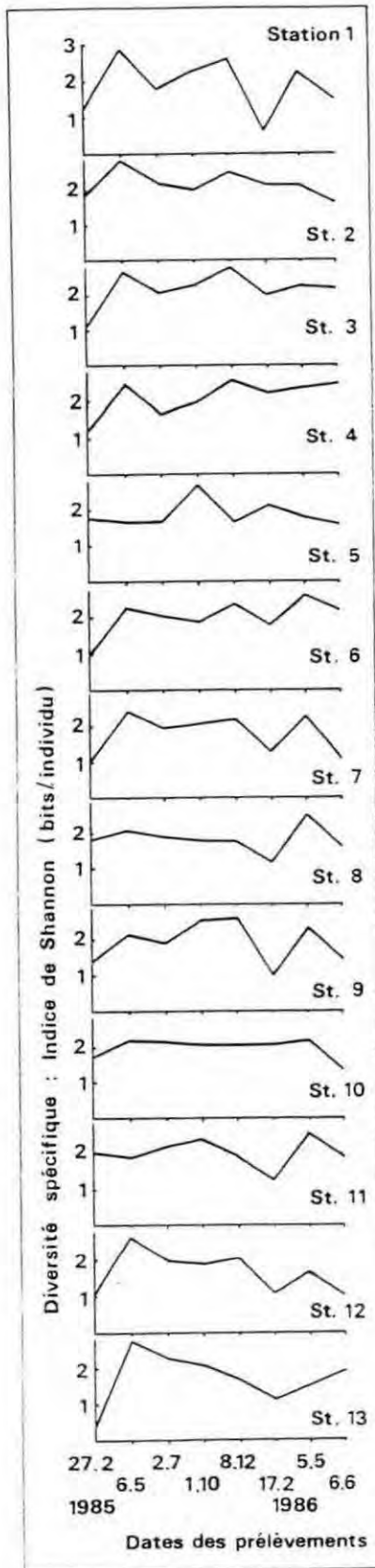
Zone d'étude	Station	Shannon (H')	
		min.	max.
Wimereux	1	0,614	1,06
	2	1,646	2,793
Boulogne-sur-mer	3	1,130	2,794
	4	1,240	2,602
Hardelot-Plage	5	1,598	2,703
	6	0,999	2,370
	7	0,988	2,645
Embouchure de la Canche	8	1,233	2,645
	9	0,978	2,622
	10	1,346	2,809
Stella-Plage	11	1,250	2,671
	12	0,991	2,894
	13	0,390	2,696

Le tableau 2 indique les ordres de grandeur d'indices de diversités trouvés dans la présente étude. Dans l'ensemble, bien que les valeurs obtenues (tableau 2) soient élevées, elles restent néanmoins comparables à celles d'autres auteurs (tableau 3) et en particulier à celles de Marchand (1980) et Costa (1980, 1986) dont les travaux portent sur des peuplements ichthyologiques localisés respectivement dans l'estuaire interne de la Loire (France) et dans l'estuaire du Tage (Portugal), nous ne pouvons pas oublier que la diversité dépend aussi beaucoup de la physiographie de la zone considérée.

Le peuplement ichthyologique échantillonné dans cette nourricerie de mer ouverte donne des valeurs comparables aux peuplements ichthyologiques rencontrés dans les grands estuaires, tout au moins, sur le plan de la diversité spécifique.

Tableau 3 : Diversité spécifique (valeurs minimales et maximales de l'indice de Shannon) selon divers auteurs

Auteurs	Lieux d'étude	Shannon (H')	
		min.	max.
Bechtel et Copeland (1970)	Upper Galveston Bay Texas	0,13	0,91
Dahlberg et Odum (1970)	Georgian Sounds	0,70	1,60
Haedrich et Haedrich (1974)	Mystic River Estuary Massachussets	0,33	1,03
Allen et Horn (1975)	Colorado Lagoon California	0,03	1,11
Van den Broeck (1979)	Medway Estuary Kent	0,25	1,89
Marchand (1980)	Estuaire interne de la Loire	-	2,94
Costa (1980)	Estuaire du Tage Portugal	0,85	2,24
Costa (1986)	Estuaire du Tage Portugal	1,09	2,78



La figure 22 qui représente les courbes des évolutions saisonnières de la diversité spécifique aux 13 stations, nous permet de remarquer, d'une manière générale, une grande stabilité au long des saisons et une grande homogénéité sur l'ensemble de notre zone d'étude. L'analyse des profils obtenus station par station ne nous permet pas de noter d'importantes chutes des valeurs de la diversité le long du cycle d'étude. Seule une légère baisse peut être observée le 17 février 1986.

Les stations portuaires (3 et 4) et la station de la Canche (8), voisine au plan des similarités (voir paragraphes 2.1 et 2.2.) diffèrent ici au plan de la diversité : leurs profils saisonniers sont distincts. Ces résultats tendent à faire penser que notre zone d'étude n'est pas l'objet d'une pollution irréversible.

Remarque : Nous pouvons également préciser que lors de nos prélèvements en mer, nous n'avons pas récolté d'individus nécrosés. Les stations d'échantillonnage actuellement réalisées dans le cadre d'études sur les nécroses de poissons se situent au large de Calais et Dunkerque (L'Hopitault, 1982 ; Delval, 1984 ; Desmarchelier, 1984 ; Richard, com. pers.) : la partie sud du littoral du Pas-de-Calais semblerait donc moins polluée que la partie nord.

Figure 22 :
Diversité (Shannon) :
courbes des
évolutions
saisonnières par
station.

3. LIMANDE, PLIE ET SOLE : UNE GUILDE STRUCTURANTE DU PEUPEMENT

Ces trois populations, que nous trouvons dans la quasi totalité des échantillons, représentent un ensemble d'espèces taxonomiquement apparentées (les Pleuronectiformes), exploitant localement un même type de ressources, c'est-à-dire appartenant à un même niveau trophique et ayant des régimes alimentaires identiques (Barrett et Yonge, 1958 ; Wheeler, 1978 ; Bauchot et Pras, 1980 ; Muss et Dahlström, 1981 ; Quero, 1984). Ces conditions répondent à la définition d'une "gilde" (Barbault, 1983) : nous l'appellerons gilde "L.P.S."

Diverses motivations ont entraîné le choix de ces trois espèces pour une étude plus précise :

1 - Leur importance économique, puisque la nourricerie étudiée alimente les stocks exploités par la flotille artisanale boulonnaise et étaploise (Safran, 1985, 1987), et qu'il s'agit d'espèces à haute valeur commerciale (la sole pouvant atteindre un cours moyen d'environ 100 F/kg selon la saison).

2 - Une importance numérique non négligeable dans l'ensemble de nos récoltes : 17 540 individus récoltés, soit 43% du total des poissons juvéniles capturés (limandes : 22%, plies : 12% et soles : 9%).

3 - Limande et plie représentent deux populations "structurantes" au sens de l'A.F.C. peuplement en juvéniles échantillonnés le long du littoral du Pas-de-Calais, tandis que la sole y représente une population accompagnatrice.

L'étude de cette "gilde structurante" doit nous permettre d'affiner l'ensemble des résultats obtenus précédemment (voir chapitre 2), et de préciser les phénomènes de succession des cohortes, des phénomènes de compétition et de croissance pendant la période de séjour dans la zone nourricière.

Pour ce faire, le problème a été abordé de deux manières : dans un premier temps, l'étude des variations spatio-temporelles des pourcentages

mutuels des trois espèces est réalisée par zone d'étude, à l'aide de diagrammes triangulaires visualisant la succession des populations dominantes ; dans un deuxième temps, une étude biométrique à l'aide des histogrammes de distributions de fréquence des tailles permet d'établir un calendrier des arrivées et des départs de cohortes, les temps de résidence et les vitesses de croissance.

3.1. VARIABILITE SPATIO-TEMPORELLE

Limande, plie et sole, qui constituent une guilde structurante du peuplement en juvéniles de la nourricerie, sont également trois des espèces structurantes dans les diverses analyses factorielles réalisées. Afin de pouvoir suivre l'évolution de leurs proportions mutuelles sans tenir compte d'un éventuel bruit de fond dû aux autres espèces échantillonnées simultanément, nous présentons leurs variations sur un graphique triangulaire (ce qui correspond à la représentation d'un simplexe en analyse factorielle : Benzecri et al., 1982, 1984 ; Volle, 1985).

Cette méthode graphique nous permet de regarder plus précisément l'évolution de ces trois espèces "structurantes" au sens de l'A.F.C. le long du cycle d'étude. Nous rappelons ici que l'A.F.C. est déjà une ordination dans le simplexe, mais dans celui de toutes les variables, ici nous nous limitons à trois variables seulement.

3.1.1. Analyse par zone d'échantillonnage

3.1.1.1. Résultats

3.1.1.1.1. "Wimereux"

Contrairement aux résultats obtenus par les A.P.C. réalisées sur les données générales du peuplement échantillonné face à Wimereux (fig. 11), les évolutions saisonnières des pourcentages mutuels des espèces de la guilde "L.P.S." sont différentes entre les stations 1 et 2 (fig. 23a et b).

Nous retrouvons l'opposition nette entre les prélèvements de février 1985 marqués par une dominance de la plie, et ceux de février 1986 marqués par une dominance de la limande, surtout à la station 2.

La chute brutale de l'abondance en sole entre le 8 décembre 1985 (76,92%) et le 17 février 1986 (16,66%) au profit de la limande, qui reste en position dominante en 1986, accentue cette différence de profil.

Pour la station 1, on notera toutefois le remplacement de la plie d'hiver par la sole printanière, puis par la limande automnale.

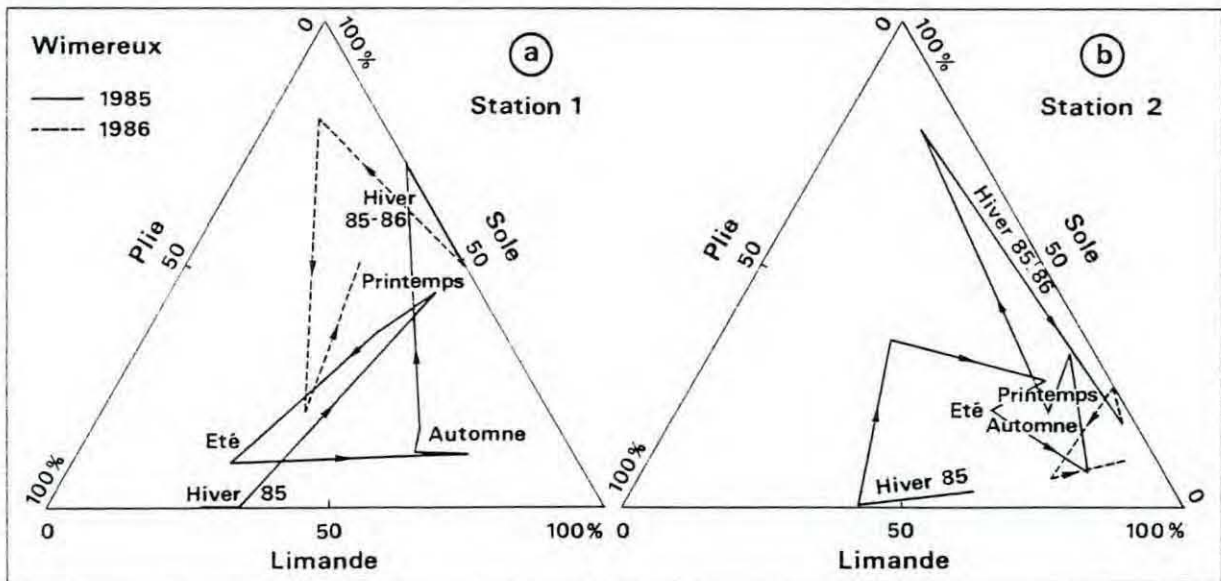


Figure 23 : Wimereux : Evolutions des pourcentages en limande, plie et sole représentées sur un diagramme triangulaire pour les stations 1 (a) et 2 (b)

3.1.1.1.2. "Boulogne-sur-mer"

Les profils obtenus pour les stations 3 et 4 (fig. 24a et 24b) évoluent parallèlement et permettent de préciser le remplacement saisonnier en espèces : la plie de l'hiver 1985 cède sa place à la sole printanière pour revenir en été ; elle est à nouveau remplacée par la limande automnale qui marque l'hiver 1985-1986 et à nouveau, la sole printanière réapparaît.

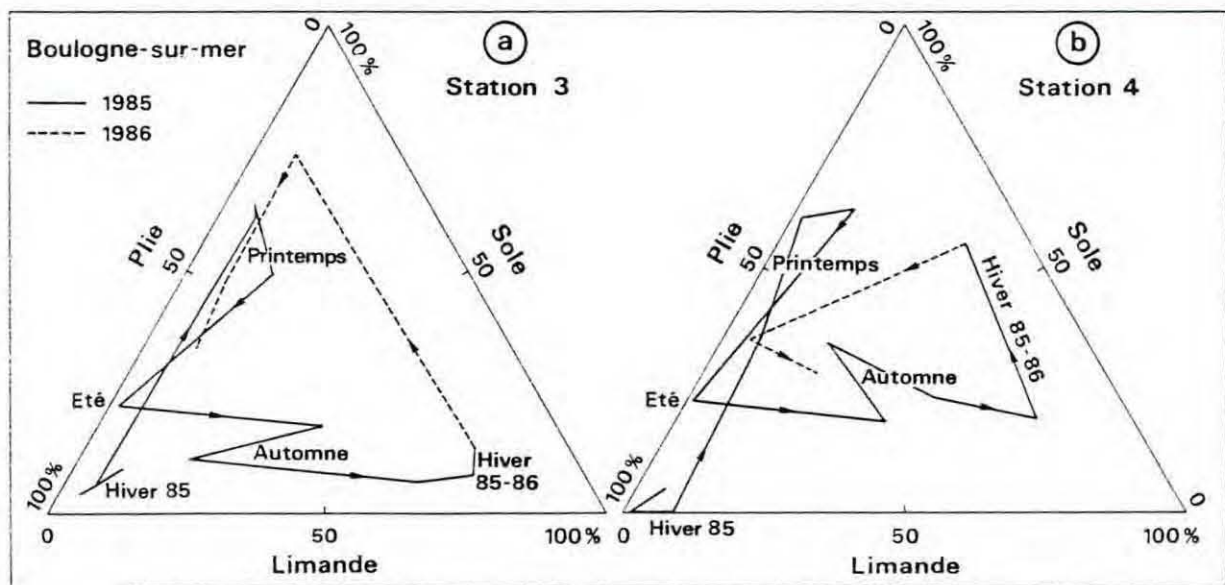


Figure 24 : Boulogne-sur-mer : Evolutions des pourcentages en limande, plie et sole représentées sur un diagramme triangulaire pour les stations 3 (a) et 4 (b)

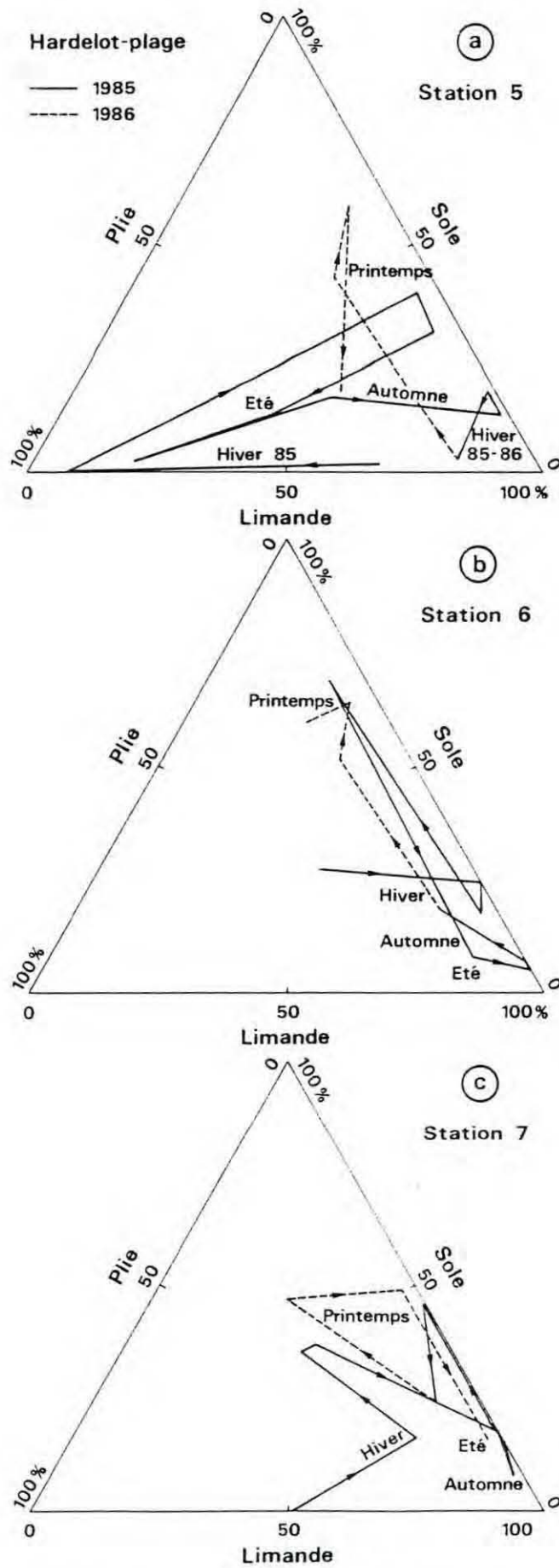


Figure 25 : Hardelot-Plage : Evolutions des% en limande, plie et sole, représentées par le diagramme triangulaire pour les stations 5 (a), 6 (b) et 7 (c).

3.1.1.1.3. "Hardelot-Plage"

Les courbes des évolutions saisonnières obtenues pour les stations 5, 6 et 7 (fig. 25a, 25b et 25c) montrent une différence nette de profil pour l'année 1985 : pour la station 5 (fig. 25a), l'hiver est marqué par une dominance en plie (91,66%) et une absence de sole qui n'apparaît brièvement qu'au printemps. La limande devient prépondérante à l'automne et reste en position dominante en hiver pour être remplacée par la sole au printemps.

Tandis que pour les stations 6 et 7 (fig. 25b et 25c), la limande domine nettement la "guilde L.P.S.", exception faite du 6 mai 1985 où la sole représente 68,97% de l'effectif.

Pour ce qui concerne l'année 1986, on notera une évolution parallèle des profils avec une dominance de la limande accompagnée de la sole, tandis que la plie reste peu abondante, voire absente.

Ces observations mettent en évidence une différence de comportement entre la station 5 (traits de côte) et les stations 6 et 7 (traits du large), pour l'année 1985.

3.1.1.1.4. "Embouchure de la Canche"

Le gradient côte-large semble encore plus marqué au vu des résultats obtenus par les stations 8, 9, 10.

L'étude de l'évolution des pourcentages mutuels des trois espèces, calculés pour la station 8 (fig. 26), permet une description précise des remplacements successifs.

La plie hivernale, qui précède la sole printanière (dont le pourcentage atteint 91,49% le 6 mai 1985), domine en période estivale (97,86% le 2 juillet 1985) pour céder devant la limande automnale (dont le pourcentage est de 95,67% le 18 novembre 1985).

Pour les stations 9 et 10, la limande domine la guilde "L.P.S." accompagnée de la sole au printemps. La plie est peu représentée, voire absente.

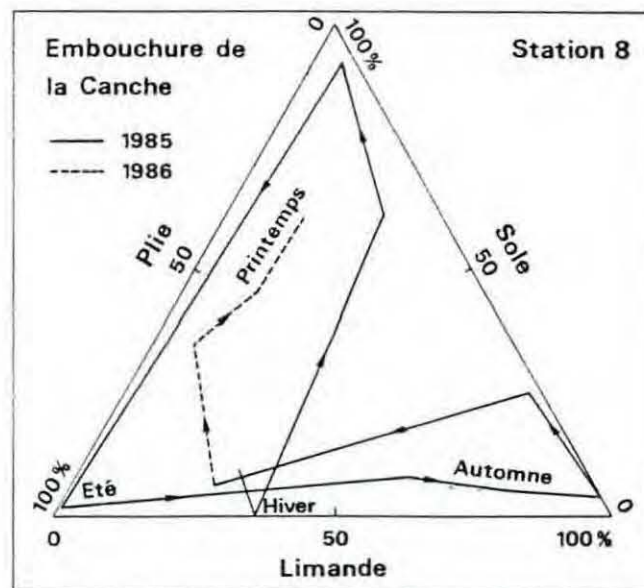


Figure 26 : Embouchure de la Canche : Evolution des pourcentages en limande, plie et sole représentées sur un diagramme triangulaire pour la station 8

3.1.1.1.5. "Stella-Plage"

Les résultats obtenus pour les stations 11, 12 et 13 montrent une dominance de la limande, accompagnée de la sole ; tandis que la plie reste faiblement représentée ou absente, exception faite du prélèvement du 27 février 1985 à la station 12 où son effectif atteint 90,91%.

Les courbes présentent des profils parallèles, voire superposables, ce qui tendrait à montrer l'existence d'une homogénéité structurale entre les traits de côte et ceux du large.

3.1.1.2. Discussion-Conclusion

L'étude de la variabilité spatio-temporelle abordée par l'analyse des évolutions saisonnières des pourcentages mutuels des trois espèces de la guildes "L.P.S." aboutit aux résultats suivants :

- Nous avons pu vérifier l'existence d'un gradient faunistique côte-large avec la plie côtière en position dominante pour les stations 1

(Wimereux), 5 (Hardelot) et 8 (sortie estuarienne de la Canche). Les stations du large : 6 et 7 (Hardelot) et 9 et 10 (face à l'estuaire de la Canche) sont marquées par la limande en position dominante.

Ce gradient ne semble pas visible pour les stations 11, 12 et 13 (Stella) où la limande est également dominante tout au long du cycle d'étude.

- Les stations portuaires 3 et 4 présentent des profils d'évolution saisonnière identiques. La plie de l'hiver 1984-1985 est remplacée par la sole printanière. La limande apparaît en tant que population dominante à l'automne 1985 et en hiver 1985-1986.

La différence entre les hivers 1984-1985 et 1985-1986 est principalement dûe au remplacement de la plie par la limande.

En conclusion :

- Dans la nourricerie littorale localisée le long du Pas-de-Calais, limande, plie et sole se remplacent mutuellement au cours d'un cycle annuel. L'hiver 1985 est dominé par la plie (quelle que soit la zone d'étude, à l'exception des échantillons récoltés face à Stella) qui est progressivement remplacée par la sole printanière. La plie domine à nouveau en période estivale pour céder la place à la limande automnale qui reste dominante durant l'hiver 1985-1986, et précède la sole printanière :

plie	sole	plie	limande	limande	sole
hiver 1985	printemps	été	automne	hiver 1986	printemps

- Ces résultats, comparés à ceux déjà mentionnés précédemment (voir tableau 1) confirment la limande en tant que population dominante de la guildes "L.P.S.", et donc du peuplement de juvéniles échantillonnés dans cette nourricerie littorale. On peut noter également l'affinité préférentielle de la plie pour la zone la plus côtière (présence plus fréquente dans les chalutages côtiers par rapport à ceux du large).

- Le gradient côte-large n'est bien visible que pour les stations échantillonnées face à Hardelot et face à l'estuaire de la Canche où l'individualisation de la station 8 par rapport aux stations 9 et 10 se confirme, marquée d'une part par la faible fréquence en plie récoltée aux stations 9 et 10, et d'autre part par de grandes différences quantitatives entre ces trois stations.

3.2. ETUDE BIOMETRIQUE

Les flux d'individus traversant en permanence la zone nourricière étudiée n'ont pas permis d'élaborer une étude des paramètres de croissance ; néanmoins, une analyse des histogrammes de distributions de fréquences des tailles pour chacune des espèces de la guilda "L.P.S." a été réalisée afin d'affiner l'ensemble des observations précédentes, et de dresser le calendrier des arrivées et des départs dans la nourricerie.

En effet, la nourricerie n'est qu'un lieu de passage : les cohortes s'y succèdent et y restent entre une taille de recrutement dans la nourricerie et une taille de départ. Nous allons tenter de préciser les dates des recrutements principaux pour les différentes espèces, les durées de séjour, variables selon les espèces et selon les saisons, en relation avec les vitesses de croissance (peut être liées à la température), enfin l'éventuelle alternance des recrutements d'espèces.

Cette analyse n'a pas été réalisée sur la totalité de la zone. La zone portuaire de Boulogne-sur-mer a été choisie en raison du suivi temporel régulier que nous y avons réalisé. Les histogrammes qui suivent ont été établis à partir des données récoltées à la station 3 durant l'année 1985.

3.2.1. Résultats

3.2.1.1. La limande

Le suivi de cohorte n'est pas toujours évident (fig. 27) : ainsi les dates du 7 février, du 18 février, du 28 mars et du 9 avril ne montrent qu'un seul mode principal (7-8 cm) ; toutefois les effectifs décroissent de 88 à 12. En revanche la comparaison entre le 9 avril et le 6 mai qui indique une augmentation de la taille moyenne, semble faire apparaître l'évolution d'une cohorte.

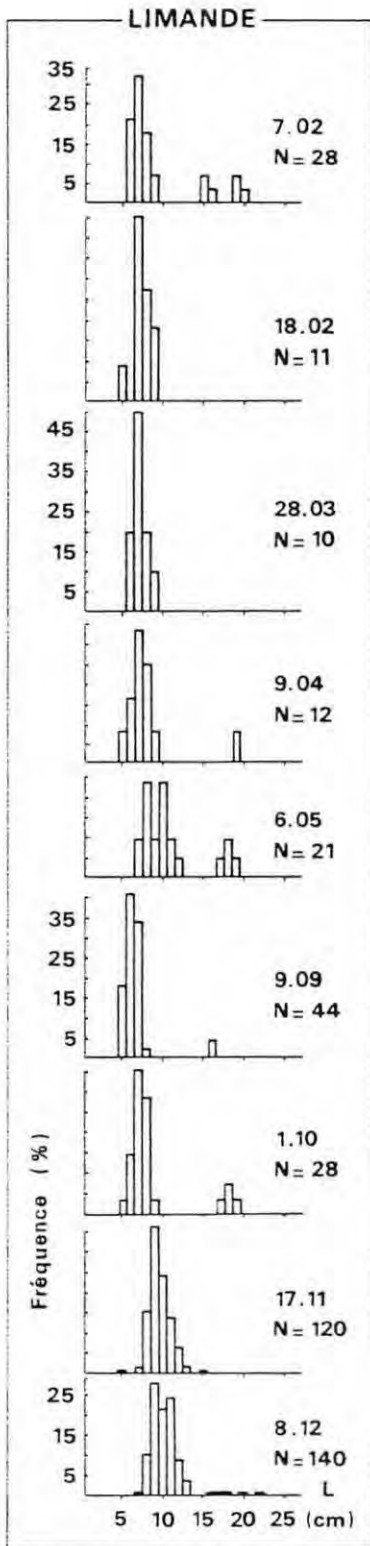


Figure 27 : Histogrammes de distributions de fréquence des tailles pour la limande (la date de récolte et l'effectif sont indiqués par tracé).

L'analyse détaillée des tailles permet de noter une arrivée d'individus juvéniles d'une longueur égale à 5 cm le 18 janvier et le 9 septembre : il s'agit des recrutements hivernal et estival.

Lors de l'apparition de la cohorte estivale, nous pouvons interpréter le deuxième mode (18 cm) comme reliquat de la cohorte apparue en février et en majorité disparu de la zone. Ce reliquat est visible en octobre - notre engin n'ayant capturé que des individus d'une taille égale à 16 cm ; ce qui n'exclue nullement l'existence d'individus de tailles inférieures et/ou supérieures sur le site.

L'échantillonnage n'est pas suffisamment représentatif pour suivre des cohortes, toutefois : cette analyse permet de conclure à l'existence d'un temps de résidence d'une durée de 8 mois pour les individus recrutés à une taille de 5 cm en février (le départ du site aurait lieu en octobre à une taille de 19 cm).

L'évolution de la cohorte estivale peut être suivie de septembre à décembre, et permet d'identifier la seconde cohorte rencontrée en février au moment du recrutement hivernal ; ce qui donnerait un temps de résidence de 6 mois pour les individus recrutés à une taille de 5 cm en septembre (la sortie se situerait en février, à une taille de 20 cm).

3.2.1.2. La plie

L'étude de la figure 28 montre une gamme de tailles échantillonnées plus étendue, celles-ci se distribuent de 5 à 25 cm.

Néanmoins, la présence d'une cohorte qui évolue tout le long du cycle annuel peut être observée, parfois accompagnée d'une seconde cohorte comme en février ou en juillet.

L'analyse des tailles permet de noter un premier recrutement hivernal en février : des individus mesurant 5 cm de longueur apparaissent.

L'évolution régulière de cette cohorte est visible de février à juillet, mois où l'on voit apparaître des individus d'une taille égale à 3 cm : il s'agit du recrutement estival.

Les individus recrutés à une taille de 5 cm en février disparaissent en juillet à une taille de 22 cm, ce qui donne un temps de résidence égal à 6 mois.

Pour ce qui concerne la cohorte estivale, sa croissance est régulière jusqu'en décembre et peut permettre l'identification de la seconde cohorte visible en février. Ceci donne un temps de résidence de 8 mois pour les juvéniles de 3 cm de long arrivés en juillet et quittant la zone en février lorsqu'ils ont atteint une longueur de 25 cm.

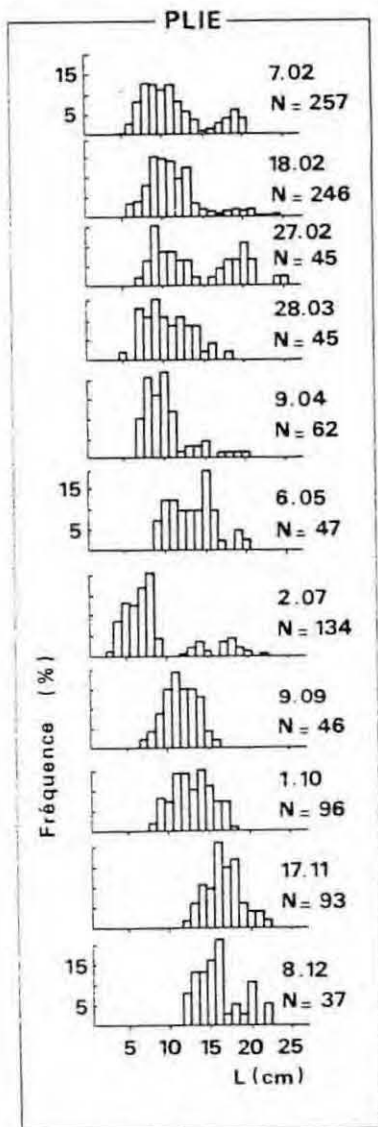


Figure 28 : Histogrammes de distributions de fréquences des tailles pour la plie (la date de la récolte et l'effectif sont indiqués par tracé).

3.2.1.3. La sole

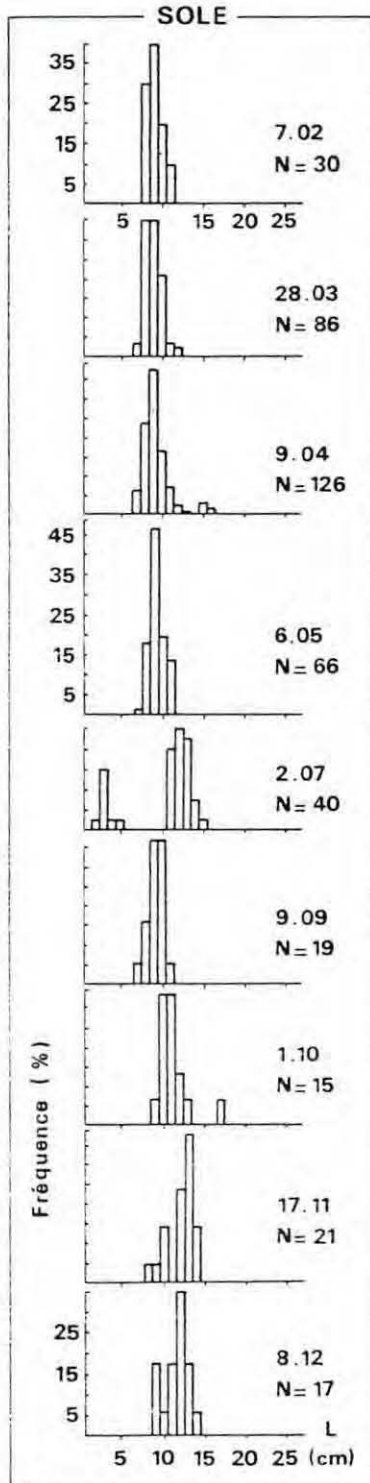


Figure 29 : Histogrammes de distribution de fréquences des tailles pour la sole (la date de la récolte et l'effectif sont indiqués par tracé).

Comme pour la limande et à la vue des résultats obtenus et présentés figure 29, une homogénéité des tailles échantillonnées peut être observée.

Nous ferons l'hypothèse qu'une cohorte nette est visible tout le long du cycle annuel. Seul le prélèvement du 2 juillet met en évidence une deuxième cohorte ; tandis qu'il est possible de remarquer un "résidu" de cohorte en présence de la principale le 1er octobre.

L'examen des tailles met en évidence l'apparition d'individus d'une longueur égale à 7 cm le 28 mars : il s'agit du recrutement printanier.

La croissance de la cohorte printanière est régulière jusqu'en juillet, mois d'apparition des juvéniles mesurant 2 cm de long : c'est le recrutement estival.

On retrouve les "restes" de la cohorte printanière en octobre, mois qui correspond à la sortie de la nurserie pour les individus recrutés en mars à une taille de 7 cm (la taille de sortie est de 17 cm) ; le temps de résidence est donc de 7 mois.

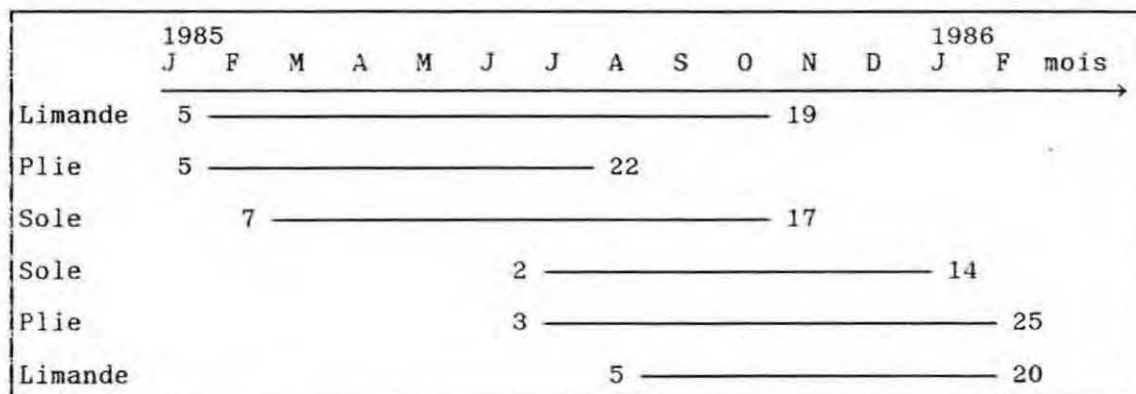
Le suivi de la cohorte estivale est régulier jusqu'en décembre. Les individus arrivés à une taille de 2 cm de long en juillet semblent quitter la zone en décembre-janvier à une taille égale à 14-15 cm, ce qui donne un temps de résidence de 6-7 mois.

3.2.2. Discussion-Conclusion

A l'issue de cette étude, nous pouvons récapituler nos résultats de la manière suivante :

1-Un calendrier des arrivées et des départs dans la nourricerie peut être élaboré à l'issue de cette étude biométrique, abordée par l'analyse des histogrammes de distribution des tailles. Il permet de noter les vagues d'arrivées et de départs qui se succèdent le long du cycle annuel (fig. 31) : la limande et la plie arrivent en même temps (février), suivies de la sole (mars). Une cohorte de plies est la première à quitter la zone (juillet) tandis qu'arrive au même moment, la deuxième vague composée de la plie et de la sole, suivies de la limande (août-septembre). Les premières cohortes de limande et de sole quittent la nourricerie au même moment (octobre), puis la deuxième cohorte de sole part (décembre-janvier), précédant celles de la plie et de la limande (février).

Figure 30 : Calendrier schématique des arrivées et des départs dans la nourricerie pour la limande, la plie et la sole (les chiffres indiquent les tailles en cm).



2-Les vitesses de croissance calculées par espèce en fonction des dates de recrutement sont quasi identiques pour les deux périodes de croissance. La plie croît plus vite que la limande, et celle-ci croît plus vite que la sole (Tableau 4).

Tableau 4 : Vitesses de croissance calculées pour la limande, la plie et la sole, en fonction des dates de recrutement

Espèce	Mois d'arrivée	Vitesse de croissance (en cm/mois)
Limande	février	1,75
	août-septembre	2,14
Plie	février	2,83
	juillet	2,75
Sole	mars	1,43
	juillet	1,71

3-Bien que ces trois espèces se succèdent au cours du temps, il est possible d'observer des périodes de présences simultanées, et plus précisément, puisque les vitesses de croissance sont différentes et que les histogrammes peuvent se superposer, on peut observer des périodes de cohabitation d'individus juvéniles de tailles différentes qui doivent probablement être confrontés à des phénomènes de compétition inter et/ou intraspécifiques.

Pour analyser cette cohabitation et suivre la croissance simultanée des trois espèces, des A.F.C. ont été réalisées sur les classes de tailles qui ont été déduites de l'étude des histogrammes et qui sont présentées au tableau 5.

Tableau 5 : Classes de tailles utilisées pour les A.F.C.

Classe	Taille (en cm)	
	min.	max.
A	1	4
B	5	6
C	7	8
D	9	10
E	11	12
F	13	15
G	15	30

L'analyse factorielle (fig. 31a et b) effectuée sur le tableau de contingence (14 prélèvements- station 3 x 20 classes de tailles) nous permet d'observer que 32,50% de l'inertie totale est absorbée par le premier axe, qui décrit l'accroissement des tailles pour la limande et oppose les classes E et F (classes structurantes de cet axe) à la classe B.

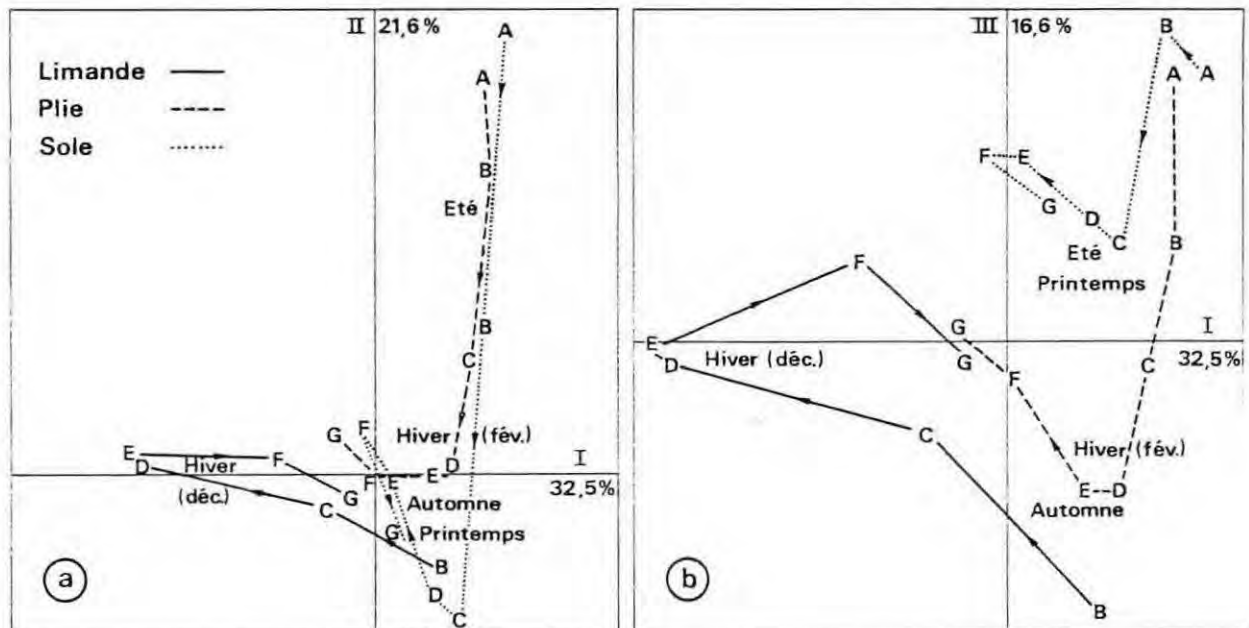


Figure 31 : La guilde "L.P.S." : AFC - projections des vecteurs "classes de tailles" et "prélèvements - station 3" dans les plans factoriels (I, II) : (a), et (I, III) : (b).

L'axe II (21,60% de l'inertie) décrit les évolutions parallèles des tailles pour la plie et la sole (fig. 31a), et oppose les classes A, B et C de la sole et A et B de la plie aux classes C et D de la plie.

Néanmoins, la représentation obtenue dans le plan factoriel (I, III) est intéressante (fig. 31b) car une information supplémentaire apparaît le long de l'axe III (16,60% de l'inertie), qui décrit l'accroissement des tailles pour la plie et la sole et oppose les classes D, E et F de la sole aux classes D et E de la plie.

Ces résultats tendent à montrer que pour les plies et les soles de petites tailles (de 3 à 6 cm), recrutées en été, les profils des évolutions saisonnières de leur croissance sont parallèles, avec néanmoins des variations de ces profils pour les individus de tailles moyennes (de 7 à 12 cm) ; tandis que pour les trois espèces, les individus de grandes tailles (de 13 à 30 cm) évoluent ensemble.

Les limandes de petites tailles sont opposées aux plies et aux soles de petites tailles, tandis que les limandes moyennes présentent une évolution saisonnière de la croissance différente de celles des plies et des soles.

Ces remarques nous permettent également de confirmer la notion de guilde "L.P.S." : nous rencontrons dans un même lieu des individus de toutes tailles, appartenant à trois espèces taxonomiquement apparentées qui ont le même régime alimentaire et qui se partagent l'espace-temps.

Ces observations tendent à démontrer l'existence d'un phénomène de compétition, qui toutefois n'entraîne pas d'exclusion particulière pour l'une des trois espèces.

La distribution des individus dans l'espace et dans le temps permet de maintenir cette cohabitation grâce à un flux permanent qui traverse la nourricerie et alimente les stocks en juvéniles.

NOTE : PRISES EXPERIMENTALES ET PRISES ACCESSOIRES

Une étude préliminaire de la nourricerie, qui avait été abordée par l'examen des prises accessoires dans la pêcherie artisanale crevetteière étaploise (Safran, 1987), a permis de dresser une première liste de résultats dont nous pouvons affiner les ordres de grandeur (tableau 6) à l'issue de cette étude expérimentale.

Tableau 6 : Résultats concernant les prises expérimentales des espèces de la guilda "L.P.S." pour la zone d'étude s'étendant de Hardelot à Stella (stations n° 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12 et 13).

	Limande	Plie	Sole
nombre total d'individus	5894	1711	1981
% par rapport à la guilda "LPS"	61,49	17,85	20,67
densité moyenne (ind./m ²)	29,5.10 ⁻⁶	8,6.10 ⁻⁶	9,9.10 ⁻⁶
densité moyenne (ind./m ²) pour les traits de côte	52,8.10 ⁻⁶	20,31.10 ⁻⁶	16,9.10 ⁻⁶
du milieu	26,5.10 ⁻⁶	2,4.10 ⁻⁶	6,1.10 ⁻⁶
du large	15,9.10 ⁻⁶	1,7.10 ⁻⁶	5,4.10 ⁻⁶

Dans l'ensemble, bien que nos valeurs numériques soient plus élevées, les ordres de grandeur restent similaires (Safran, 1987), à l'exception du pourcentage en sole par rapport au total des captures en juvéniles : ce pourcentage a baissé de moitié environ.

Nous pouvons également formuler l'hypothèse que l'impact des pêches crevetteières dans la nourricerie reste important, néanmoins une étude approfondie le long d'un cycle annuel de cette pêcherie artisanale s'avère nécessaire afin de préciser les ordres de grandeur réels. Notons toutefois que le danger d'une altération de la nourricerie par cette pêche artisanale semble provisoirement écarté puisque cette pêcherie a cessé d'être régulière depuis deux ans.

Les densités moyennes calculées pour les différentes stations

côtières (traits n° 5, 8 et 11), pour celles du "milieu" (traits n° 6, 9 et 12) et pour celles du large (traits n° 7, 10 et 13) permettent de confirmer les observations précédentes sur la localisation géographique de la plie rencontrée préférentiellement en zone côtière.

CONCLUSION

L'étude de la nourricerie littorale de poissons nectobenthiques le long du Pas-de-Calais, abordée par des méthodes statistiques multivariées complémentaires, a permis la mise en évidence d'une homogénéité faunistique qualitative, quantitative et structurelle dans cette zone.

L'étude de la variabilité spatio-temporelle du peuplement due aux fluctuations saisonnières a montré que la zone portuaire de Boulogne-sur-mer semble constituer un endroit privilégié en biomasse pour une diversité non diminuée, qui se démarque du reste des autres aires nourricières. Les espèces que l'on y rencontre sont la plie, qui représente la population dominante du peuplement portuaire, accompagnée de la sole, de la limande, du gobie, du callionyme, de la souris et du sprat et du hareng en période hivernale.

Les prélèvements côtiers effectués à la sortie estuarienne de la Canche présentent des similitudes qualitatives et quantitatives proches de celles observées en zone portuaire. Néanmoins, le peuplement ichthyologique de cette zone montre que les Pleuronectiformes sont moins dominants qu'en zone portuaire.

Les flux saisonniers des populations sont plus marqués : le sprat et le hareng d'hiver sont progressivement remplacés par les Pleuronectiformes (limande, plie et sole), accompagnés par le callionyme en été 1986.

Le gradient faunistique côte-large que nous avons présumé en décidant du plan d'échantillonnage n'est pas vérifié sur la totalité de notre aire d'étude.

Il ne peut se vérifier que sur des distances inférieures au demi mille marin, surtout pour ce qui concerne les stations échantillonnées face à Wimereux, face à Hardelot et face à Stella.

Les prélèvements côtiers présentent des caractéristiques faunistiques distinctes de celles du large (similarités quantitatives et qualitatives différentes). Ce phénomène est surtout visible pour les

stations estuariennes : la station 8 (côtière) se démarque des stations 9 et 10 (plus au large) - la station 9 se trouve à moins d'un demi mille de la station 8.

Néanmoins, nous avons pu observer une grande homogénéité faunistique "structurelle" caractérisant chacune des zones de prospection par l'analyse des D.R.F. lissés obtenus pour l'ensemble des traits de côte (micro-zones n° 1, 3, 5, 8 et 11) et pour l'ensemble des traits du large (micro-zones n° 2, 4, 6, 9 et 12).

Le gradient faunistique nord-sud ne se vérifie pas dans sa totalité : les prélèvements de Wimereux présentent des similitudes qualitatives et quantitatives proches de celles d'Hardelot et de Stella, surtout durant les périodes printanières et estivales.

Chacune des stations d'échantillonnage représente une micro-zone (que nous appelons zone fille) au sein d'une même zone qui appartient elle-même à l'aire nourricière totale (que nous appelons zone mère).

Nous pouvons apprécier une certaine cohérence faunistique qualitative, quantitative et structurelle au sein de chacune des zones filles, ainsi qu'au sein de notre nourricerie littorale. Seul le classement des espèces par abondance selon la zone fille varie, sans modification de la composition faunistique générale ni de la structure quantitative du peuplement ichthyologique, c'est-à-dire de la forme de distribution des individus en espèces. Nous considérons que nous avons échantillonné le même peuplement réparti sur des zones géographiques différentes, et non différents peuplements répartis sur différentes zones.

L'analyse des différents D.R.F. lissés obtenus sur l'ensemble des micro-zones, des zones filles et de la zone mère nous permet d'apprécier cette homogénéité structurelle et la composition faunistique du peuplement ichthyologique.

Ce peuplement est composé de limande, qui en est la population dominante, accompagnée des populations de callionyme, de gobie, de plie, de sole, de souris, de sprat et de capelan (ces populations sont citées par ordre d'importance décroissante).

Parmi ces populations, quatre d'entre elles sont appelées

structurantes au sens de l'A.F.C., il s'agit de la limande, du callionyme, du gobie et de la plie, tandis que quatre autres populations sont dites accompagnantes : ce sont celles de la sole, du sprat, de la souris et du capelan (ou petit tacaud).

L'étude de la diversité spécifique semble montrer que notre nourricerie n'a pas souffert d'une pollution irréversible. De plus, le peuplement ichthyologique échantillonné dans cette nourricerie de mer ouverte peut être comparé aux peuplements ichthyologiques rencontrés dans les grands estuaires, sur le plan de la diversité spécifique.

Limande, plie et sole qui sont des espèces structurantes (au sens de l'A.F.C.) du peuplement ichthyologique sont taxonomiquement apparentées (Pleuronectiformes), et exploitent localement un même type de ressources, forment une guilda structurante de ce peuplement, appelée guilda "L.P.S."

L'étude des variations spatio-temporelles par zone d'étude de ces trois espèces permet de préciser le renouvellement saisonnier en population dominante : l'hiver 1985 est dominé par la plie qui est progressivement remplacée par la sole printanière. La plie domine à nouveau en période estivale pour céder la place à la limande automnale qui reste dominante durant l'hiver 1985-1986 et précède la sole printanière.

Une étude biométrique par analyses des histogrammes de distributions de fréquence des tailles de ces trois espèces permet l'élaboration d'un calendrier des arrivées et des départs dans la nourricerie : la limande et la plie arrivent en même temps à une taille de 5 cm (février), suivies de la sole qui mesure 7 cm (mars). Une cohorte de plies quitte la zone en premier (juillet) à une taille moyenne de 22 cm, tandis qu'arrivent au même moment la deuxième cohorte composée de plies (3 cm) et de soles (2 cm) suivie de la limande (5 cm) en août-septembre. Les premières cohortes de limandes (19 cm) et de soles (17 cm) quittent la nourricerie au même moment, en octobre, puis la deuxième cohorte de soles (14 cm) part en décembre-janvier, précédant celles de la plie (25 cm) et de la limande (20 cm) en février.

Les vitesses de croissance calculées par espèce en fonction des dates de recrutement sont quasi identiques pour les deux périodes de croissance. La plie croît plus vite que la limande, et celle-ci croît plus vite que la sole.

Bien que ces trois espèces se succèdent au cours du temps, on peut observer des périodes de présences simultanées durant lesquelles il est possible de rencontrer des individus juvéniles de tailles différentes qui cohabitent dans une même zone et qui se partagent l'espace-temps.

Les phénomènes de compétition inter et/ou intra spécifique auxquels ces individus sont probablement soumis ne semblent pas entraîner d'exclusion.

Cette étude n'est pas exhaustive. Il reste d'autres problèmes à aborder pour compléter et préciser le fonctionnement détaillé de cet écosystème-nourricerie littorale le long du Pas-de-Calais. Une étude approfondie de l'échantillonnage, dans lequel le comportement du poisson vis-à-vis du chalut et la sélectivité de ce dernier jouent un grand rôle, serait en amont d'une étude écologique plus poussée. Une analyse détaillée de la pollution, et plus particulièrement de la teneur en métaux lourds dans des organismes juvéniles, serait intéressante afin de dégager les relations pouvant exister entre les potentialités halieutiques et la qualité du milieu marin, en particulier le long d'une bande côtière où règne une intense activité de pêche et d'industrie.

BIBLIOGRAPHIE

Alderdice D.F., 1985 - A pragmatic view of early life history studies of fishes. Transactions of the American Fisheries Society. Vol. 114, n° 4, pp. 445-451.

Allen, L.G. et Horn M.H., 1975 - Abundance, diversity and seasonality of fishes in Colorado Lagoon. Alamitos bay, California. Estuar. Coast. Mar. Sci. (3) : 371-380.

Barbault R., 1981 - Ecologie des populations et des peuplements. Masson ed. Paris, 200 p.

Barbault R., 1983 - Ecologie générale. Masson ed. Paris, 224 p.

Barbier G. et al., 1986 - Le littoral de la région Nord-Pas-de-Calais. Rapport IFREMER-Région Nord-Pas-de-Calais, n° 3, 152 p.

Barret J.H. et Yonge C.M., 1958 - Collins pocket guide to the sea shore. Collins. London, 272 p.

Bauchot M.L. et Pras A., 1980 - Guide des poissons marins d'Europe. Les guides du naturaliste. Delachaux-Niestlé éd. Paris, 427 p.

Bechtel J.J. et Copeland B.J., 1970 - Fish species diversity indices as indicators of pollution in Galveston Bay, Texas. Contr. Mar. Sci. 15, 103-132.

Beillois P., Desaunay Y., Dorel D. et Lemoine M., 1979 - Etude des nurseries littorales de la baie du Mont Saint Michel et du Cotentin. CIEM/G : 30 (Cté des poissons de fond), 6 p.

Benzecri J.P. et al., 1982 - L'Analyse des Données. II : L'Analyse des Correspondances. Dunod, Paris, 632 p.

Benzecri J.P. et al., 1984 - L'Analyse des Données. I : La

Taxinomie. Dunod, Paris, 635 p.

Beverton R.J.H. et Holt S.J., 1957 - On the dynamics of exploited fish populations. Fish. Invest., Ser. II (19). 1-533.

Blanc F., Chardy P., Laurec A. et Reys J.P., 1976 - Choix des métriques qualitatives en analyse d'inertie. Implications en écologie marine. Mar. Biol., 35 : 49-67.

Blondel J., 1979 - Biogéographie et Ecologie. Masson ed. Paris, 173 p.

Boddeke R., Daan N., Postuma K.H., De Veen J.F. et Zijlstra J.J. (1969) 1970 - A census of juvenile demersal fish in the Dutch Waddensea, the Zeeland nursery-ground, the Dutch coastal area and the open sea areas off the coasts of the Netherlands, Germany and the southern part of Denmark (Y.F.S.). CIEM. ann. biol. n° 26, pp. 269-275.

Bougis P. et coll., 1976 - Océanographie biologique appliquée. L'exploitation de la vie marine. Masson ed. Collection Biologie-Maitrises. 320 p.

Bouroche J.M. et Saporta G., 1983 - L'Analyse des Données. PUF. Que sais-je ? n° 1854, Paris, 127 p.

Burd A.C., 1962 - Growth and recruitment in the herring of the southern sea. Fish. Invest., Ser. II, 23 (5). 1-42.

Cancela da Fonseca, J.P., 1980 - Le concept de diversité, les chevauchements des niches écologiques et l'organisation des systèmes écologiques. Acta oecologica, oecol. gener., 1 (3), 293-305.

Carré F., 1983 - Les Océans. PUF. Que sais-je ? n° 92, 128 p.

Cassie R.M., 1955 - The escapement of small fish from trawl nets and its application to the management of the New Zealand Snapper Fisheries. New Zealand marine Dept., Fish. Bull., n° 11, 99 p.

Chamley H. et Despeyroux Y., 1983 - Rapport "Estuaires". Tome II : Sédimentologie. Lab. Sédimentologie, U.S.T.Lille I, CNEXO-EPR Nord-Pas-de-Calais, 111 p.

Cibois Ph., 1983 - L'Analyse factorielle. PUF. Que sais-je ? n° 2095, 127 p.

Costa M.J., 1980 - Fishes of Tejo estuary (community structure, abundance and diversity). Arg. Mus. Boc. (2ème sér.) 7 (17) : 291-316.

Costa M.J., 1986 - Les poissons de l'estuaire du Tage. Cybium, 10 (1) : 57-75.

Cushing D.H., 1968 - Fisheries Biology. A study in populations dynamics. Univ. Wisconsin Press. Madison, 200 p.

Daget J., 1976 - Les modèles mathématiques en écologie. Masson écologie n° 8, Paris, 172 p.

Dahlbert M.D., Odum E.P., 1970 - Annual cycles of species occurrence, abundance and diversity in Georgia estuarine fish population. Am. Midl.: Nat., 83 : 382-392.

Delval C., 1984 - Réactions du flet vis à vis des pollutions par les métaux (Cu, Zn, Cd et Pb) sur le littoral de la Mer du Nord : Détoxification, Métallothionéines. thèse Doct. 3ème Cycle Biol., U.S.T.Lille I, 172 p.

Desmarchelier M., 1984 - Les nécroses de poissons du littoral Nord-Pas-de-Calais. J. Rech. Oceanogr., vol. 9, n° 1, pp. 35-37.

Dorel D., (1980) 1983 - Etude des nurseries de deux secteurs côtiers de la Manche en 1980. CIEM. ann. biol. n° 37, pp. 292-297.

Durand J.L. et Dorel D., (1981) 1984 - Evaluation de l'abondance du pré-recrutement pour quelques nurseries littorales françaises. CIEM. ann.

biol. n° 38, pp. 179-180.

Edwards R. et Steele J.H., 1968 - The ecology of 0-group Plaice and Common Dabs at Loch Ewe. I : Population and Food. J. exp. mar. Biol. Ecol., vol. 2, pp. 215-238.

Fénelon J.P., 1981 - Qu'est-ce que l'Analyse des Données ? Lefonen ed. Paris, 311 p.

Frontier S., 1976 - Utilisation des Diagrammes Rang-Fréquence dans l'analyse des écosystèmes. J. Rech. Océanogr., Vol. I, n° 3 : 35-48.

Frontier S. et coll., 1983 - Stratégies d'échantillonnage en écologie. Masson écologie n° 17. Paris, 494 p.

Frontier S., 1985 - Diversity and Structure in aquatic ecosystems. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 23, pp. 253-312.

Frontier S., 1986 - Etude de la diversité spécifique par le moyen des diagrammes rangs-fréquences : modélisation, variabilité aléatoire. comunic. Journées de Statistique. Univ. Lille (26-29 mai) et sous presse in : Soc. Fr. de Biométrie éd. : Biométrie et Océanographie.

Galzin R., 1985 - Ecologie des poissons récifaux de Polynésie Française. U.S.T. Languedoc-Montpellier II. Thèse Doct. Etat. 195 p.

George D. et George J., 1980 - La vie marine. Encyclopédie illustrée des invertébrés marins. Maloine ed. Paris, 173 p.

Gower J.C., 1971 - A general coefficient of similarity and some of its properties. Biometrics 27, pp. 857-871.

Grosslein M.D. et Laurec A., 1982 - Bottom trawl surveys design, operation and analysis. INT/79/019. CACAF/ECAF Série 81/22, 25 p.

Gulland J.A., 1975 - Manual of methods for fisheries resource survey and appraisal. Part. 5. Objectives and Basic methods. FAO. Fish. Tech.

Pap., 145 : 29 p.

Haedrich R.L. et Haedrich S.O., 1974 - A seasonal survey of the fishes in the Mystic River, a polluted estuary in downtown Boston. Mass. Estuar. Coast. Mar. Sci., 2, pp. 59-73.

Hodgson W.C., 1957 - The herring and its fishery. Routledge et Keagan P. London, 197 p.

Holt S.J., 1978 - Los recursos alimentarios del oceano. In : Oceanografia : selecciones de Scientific American. Blume H. ed. Madrid. pp. 400-417.

Hureau J.C. et Monod Th., 1973 - Check-list of the fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean. UNESCO, Paris, 2 vol : 683 p. et 331 p.

I.C.N.A.F., 1963 - The selectivity of fishing gear. Special publication n° 5, 225 p.

Katz M. et Gauvin A.R., 1953 - The effects of sewage pollution on the fish population of a mid western stream. Trans. Am. Fish. Soc., 82. pp. 156-165.

Kerner E.H., 1957 - A statistical mechanics of interacting biological species. Bull. Math. Biophys., 19, pp. 121-146.

Kerner E.H., 1959 - Further considerations on the statistical mechanics of biological associations. Bull. Math. Biophys., 21, pp. 217-255.

Kuipers B., 1975 - On the efficiency of a two-metre beam trawl for juvenile Plaice (Pleuronectes platessa). Neth. J. of Sea Research. 9 (1), pp. 69-85.

Lackey R.T. et Nielsen L.A., 1980 - Fisheries management. Blackwell scientific publications. London, 422 p.

Lagarde J., 1983 - Initiation à l'Analyse des Données. Dunod ed. Bordas. Paris, 157 p.

Lance G.N. et Williams W.T., 1967 - A general theory of classificatory sorting strategies. I. : Hierarchical systems. Computer J. 9, pp. 373-380.

Legendre L. et Legendre P., 1984 - Ecologie Numérique. I : Le traitement multiple des données écologiques. Masson Ecologie n° 12. Paris, 260 p.

Legendre L. et Legendre P., 1984 - Ecologie Numérique. II : La structure des données écologiques. Masson Ecologie n° 13. Paris, 335 p.

Legendre P., 1984 - L'analyse des données en relation avec l'échantillonnage. Revue d'Entomologie du Québec. Vol. 29, n° 2, pp. 86-100.

Leprêtre A. et Leprêtre C., 1986 - ECONUM : Ensemble de programmes interactifs d'analyse statistique multidimensionnelle. Monographie Lab. Ecologie Numérique. U.S.T.Lille I, 83 p.

L'Hopitault J.C., 1982 - Mollusques 1982. Pollution chimique des moules et des coques du littoral du Nord de la France. Institut Pasteur de Lille, 93 p.

Marchand J., 1980 - Distributions saisonnières, abondance et diversité de l'ichtyofaune de l'estuaire interne de la Loire. Ann. Inst. Oceanogr. Paris, 56 (2), pp. 127-137.

Margalef R., 1977 - Ecologia. Omega S.A. ed. Barcelona, 951 p.

Margalef R., 1983 - Limnologia. Omega S.A. ed. Barcelona, 1010 p.

Maynard Smith J., 1975 - Models in Ecology. Cambridge University Press. London, 146 p.

Muus B.J. et Dahlström P., 1981 - Guide des poissons de mer et de pêche. Les guides du naturaliste. Delachaux-Niestlé ed. Paris, 244 p.

Ochiai A., 1957 - Zoogeographic studies on the soleoid fishes found in Japan and its neighbouring regions. Bull. Jap. sci. Fish. 22, pp. 526-530.

Odum, W.G., 1971 - Fundamental of Ecology. W.B. Sanders, Philadelphia, London, 574 p.

Parrish B.B., 1963 - Some remarks on selection processes in fishing operations. In : ICNAF Spec. Publ. n° 5 : the Selectivity of Fishing gear. pp. 166-170.

Peres J.M., 1972 - La vie dans les mers. PUF. Que sais-je ? n° 72, 128 p.

Peres J.M., 1976 - Précis d'océanographie biologique. PUF-Sup. n° 11 (le biologiste), 246 p.

Peronnet I. et Tetard A., 1984 - Evolution pluriannuelle des nourriceries de poissons plats dans le secteur de la baie de Somme. CIEM/G :22. (Cté des poissons démersaux), 10 p.

Pielou E.C., 1966 - The measurement of diversity in different types of biological collections. J. theor. Biol. 13 : 131-144.

Pielou E.C., 1975 - Ecological diversity. Wiley, N.Y., VIII, 165 p.

Quero J.C., 1984 - Les poissons de mer des pêches françaises. Jacques Grancher éd. Paris, 394 p.

Riley J.D. et Corlett J., 1965 - The numbers of 0-group Plaice in Port Erin Bay, 1964-66. Rep. Mar. Biol. Sta. Port Erin, 78, pp. 51-56.

Riley J.D., Symonds D.J. et Woolner L., 1981 - On the factors

influencing the distribution of O-group Demersal fish in coastal waters. Rapp. P.v. Reun. Cons. int. Explor. Mer, 178, pp. 223-228.

Ross D.A., 1977 - Introduction to Oceanography. Prentice-Hall International (USA), 438 p.

Roux M., 1985 - Algorithmes de Classification. Masson. Méthodes et Programmes. Paris, 151 p.

Safran P., 1984 - Contribution à la connaissance de la pêche accessoire dans la pêcherie artisanale de crevettes grises en baie de Canche. D.E.A. U.S.T.Lille, 155 p.

Safran P., 1985 - Stratégie d'échantillonnage de la pêche accessoire dans la pêcherie artisanale de crevettes grises (application à la baie de Canche Pas-de-Calais). Rapport d'étude. Contrat 512 U.S.T.Lille/IFREMER 84-3255, 22 p.

Safran P., 1987 - Etude d'une nurserie littorale à partir des pêches accessoires d'une pêcherie artisanale de crevettes grises (Crangon crangon, L.) Oceanologica Acta, Vol. 10, 2.

Saville A., 1978 - Méthodes de prospection pour l'évaluation des ressources halieutiques. FAO. Doc. Tech. Pêches n° 171, 81 p.

Scherrer B., 1984 - Biostatistiques. Gaëtan Morin éd. 850 p.

Shannon E.C. et Weaver W., 1963 - The mathematical theory of communication. University of Illinois Press, Urbana. 117 p.

Tait R.V., 1971 - Elementos de Ecologia marina. Acribia ed. Zaragoza, 320 p.

Tsai, Chu Fa, 1968 - Effects of chlorinated sewage effluents on fishes in Upper Patuxent River, Maryland. Chesapeake Sci., 9 : 83-93.

Van den Brock, W.L.F., 1979 - Aspects of the biology of Sprattus

sprattus (L.) in the Medway Estuary. J. Fish. Biol., 15, pp. 437-447.

Viera da Silva J., 1979 - Introduction à la théorie écologique.
Masson écologie n° 14. Paris, 112 p.

Volle M., 1985 - Analyse des Données. Economica. ed. Paris, 324 p.

Weinstein M.P., 1982 - Commentary : a need for more experimental
work in estuarine fisheries ecology. Northeast Gulf Science, vol. 5,
n° 2, pp. 59-64.

Weeler A., 1978 - Key to the fishes of Northern Europe. A guide to
the identification of more than 350 species. Warne LTD., éd. London,
380 p.

Wilhm J.J. et Dorris T.C., 1968 - Biological parameters for water
quality criteria. Bioscience, 18, pp. 477-481.

ANNEXE 1

LE PEUPLEMENT ICHTYOLOGIQUE ECHANTILLONNE
LE LONG DU PAS-DE-CALAIS

LISTE FAUNISTIQUE DES ESPECES CHALUTEES ET ABREVIATIONS
UTILISEES POUR LES ANALYSES DES DONNEES

(LES ESPECES SONT CLASSEES SUIVANT LA NOMENCLATURE UTILISEE
DANS LE "C.L.O.F.N.A.M." : HUREAU ET MONOD, 1973)

L.f.	<i>Lampetra fluviatilis</i>
R.b.	<i>Raja brachyura</i>
R.c.	<i>Raja clavata</i>
C.h.	<i>Clupea harengus</i>
S.s.	<i>Sprattus sprattus</i>
A.a.	<i>Anguilla anguilla</i>
S.a.	<i>Syngnathus acus</i>
G.m.	<i>Gadus morhua</i>
M.m.	<i>Merlangius merlangius</i>
T.m.	<i>Trisopterus minutus</i>
T.l.	<i>Trisopterus luscus</i>
C.m.	<i>Ciliata mustela</i>
G.v.	<i>Gaidropsarus vulgaris</i>
D.l.	<i>Dicentrarchus labrax</i>
T.t.	<i>Trachurus trachurus</i>
S.c.	<i>Spondilyosoma cantharus</i>
H.l.	<i>Hyperoplus lanceolatus</i>
T.v.	<i>Trachinus vipera</i>
P.m.	<i>Pomatoschistus minutus</i>
C.l.	<i>Callionymus lyra</i>
P.g.	<i>Pholis gunellus</i>
A.p.	<i>Atherina presbyter</i>
E.g.	<i>Eutrigla gurnardus</i>
T.b.	<i>Taurulus bubalis</i>
A.c.	<i>Agonus cataphractus</i>
C.lu.	<i>Cyclopterus lumpus</i>
L.m.	<i>Liparis montagui</i>
S.r.	<i>Scophthalmus rhombus</i>
P.ma.	<i>Psetta maxima</i>
H.p.	<i>Hippoglossoides platessoides</i>
P.p.	<i>Pleuronectes platessa</i>
L.l.	<i>Limanda limanda</i>
M.k.	<i>Microstomus kitt</i>
P.f.	<i>Platichthys flesus</i>
S.v.	<i>Solea vulgaris</i>
S.l.	<i>Solea lascaris</i>
B.l.	<i>Buglossidium luteum</i>

ANNEXE 2

TABLEAU DES DONNEES GENERALES

Chalytage N	Zone *	Date	Nombre individus	Nombre d'espèces	Diversité (Shannon)	Régularité
1	I.1	7.02.85	20	3	1.236	0.780
2	I.2	"	59	6	1.754	0.679
3	I.3	"	439	11	1.776	0.513
4	I.4	"	336	7	1.530	0.538
5	I.5	4.02.85	334	10	1.689	0.509
6	I.6	"	190	11	1.904	0.551
7	I.7	"	143	8	1.211	0.404
8	I.8	"	266	12	2.565	0.715
9	I.9	"	89	11	2.381	0.688
10	I.10	"	49	8	1.644	0.548
11	I.11	"	390	13	2.229	0.602
12	I.13	"	106	7	1.208	0.430
13	I.13bis	"	24	5	2.099	0.904
14	II.3	18.02.85	535	6	1.391	0.538
15	II.4	"	184	7	1.659	0.591
16	III.1	27.02.85	104	5	1.182	0.509
17	III.2	"	90	6	1.845	0.714
18	III.3	"	59	5	1.130	0.487
19	III.4	"	135	8	1.240	0.413
20	III.5	"	88	7	1.826	0.651
21	III.6	"	263	7	0.999	0.356
22	III.7	"	101	8	0.988	0.329
23	III.8	"	199	9	1.844	0.582
24	III.9	"	52	5	1.381	0.595
25	III.10	"	54	7	1.745	0.622
26	III.11	"	33	5	1.989	0.857
27	III.12	"	13	3	0.991	0.625
28	III.13	"	33	3	0.390	0.246
29	IV.3	28.03.85	193	4	1.740	0.870
30	IV.4	"	43	6	1.613	0.624
31	IV.1	9.04.85	124	7	2.299	0.819
32	V.2	"	44	7	2.026	0.722
33	V.2bis	"	37	5	1.903	0.819
34	V.3	"	260	9	1.988	0.627
35	V.4	"	272	8	1.905	0.635
36	VI.5	29.04.85	287	12	2.033	0.567
37	VI.6	"	152	11	2.370	0.685
38	VI.7	"	116	11	2.645	0.764
39	VI.8	"	283	9	2.242	0.707
40	VI.9	"	75	10	2.622	0.789
41	VI.10	"	61	11	2.809	0.812
42	VI.11	"	238	13	2.671	0.722
43	VI.12	"	67	12	2.894	0.807
44	VI.13	"	104	11	2.696	0.779
45	VII.1	6.05.85	113	12	2.880	0.803
46	VII.2	"	118	12	2.793	0.779
47	VII.3	"	194	12	2.682	0.748
48	VII.4	"	213	12	2.513	0.701
49	VII.5	"	465	8	1.685	0.562
50	VII.6	"	119	8	2.256	0.752
51	VII.7	"	63	7	2.451	0.873
52	VII.8	"	183	9	2.121	0.669
53	VII.9	"	118	9	2.156	0.680
54	VII.10	"	102	10	2.211	0.666
55	VII.11-1	"	459	16	1.928	0.482
56	VII.11-2	"	525	11	2.372	0.686
57	VII.12-1	"	26	8	2.670	0.890
58	VII.12-2	"	99	12	2.640	0.736
59	VII.13	"	217	12	2.821	0.787
60	VIII.1	2.07.85	137	7	1.773	0.632
61	VIII.2	"	130	7	2.169	0.773
62	VIII.3	"	320	9	2.083	0.657
63	VIII.4	"	241	6	1.671	0.647
64	VIII.5	"	203	5	1.670	0.719
65	VIII.6	"	235	8	2.047	0.682
66	VIII.7	"	127	7	1.963	0.699
67	VIII.8	"	311	13	1.901	0.514
68	VIII.9	"	59	5	1.876	0.808
69	VIII.10	"	73	6	2.160	0.836
70	VIII.11	"	271	8	2.213	0.738
71	VIII.12	"	24	6	2.027	0.784
72	VIII.13	"	17	6	2.299	0.884
73	IX.1	9.09.85	364	8	2.166	0.722
74	IX.2	"	376	9	2.076	0.655
75	IX.3	"	285	12	2.735	0.763
76	IX.4	"	380	12	2.600	0.725
77	IX.5	"	256	12	2.189	0.611
78	IX.5bis	"	274	12	2.140	0.597
79	IX.6	"	390	10	2.214	0.666
80	IX.7	"	255	7	1.935	0.689
81	IX.8	"	344	7	1.907	0.679
82	IX.9	"	460	6	1.227	0.475
83	IX.10	"	312	9	2.052	0.647
84	IX.11	"	244	9	2.632	0.830
85	IX.11bis	"	334	9	2.097	0.662
86	IX.11ter	"	188	7	1.893	0.674
87	IX.12	"	55	6	1.221	0.472
88	X.1	1.10.85	163	7	2.273	0.810
89	X.2	"	131	10	1.974	0.544
90	X.3	"	346	10	2.279	0.686
91	X.4	"	215	8	2.004	0.668
92	X.5	"	52	9	2.703	0.853
93	X.6	"	316	7	1.868	0.665
94	X.7	"	168	7	2.084	0.744
95	X.8	"	699	11	1.761	0.509
96	X.9	"	385	11	2.547	0.736
97	X.10	"	288	8	2.053	0.684
98	X.11	"	531	11	2.440	0.705
99	X.11bis	"	712	11	2.315	0.669

Chaîutage N°	Zone*	Date	Nombre individus	Nombre d'espèces	Diversité (Shannon)	Régularité
100	X.12	"	231	9	1.933	0.610
101	X.13	"	83	9	2.104	0.664
102	XI.1	20.11.85	192	11	2.496	0.721
103	XI.2	"	433	14	2.701	0.710
104	XI.3	17.11.85	464	11	2.361	0.682
105	XI.4	"	401	11	2.413	0.697
106	XI.4bis	"	362	8	2.419	0.806
107	XI.5	18.11.85	445	10	2.164	0.651
108	XI.6	"	327	8	2.277	0.759
109	XI.7	"	245	10	2.541	0.765
110	XI.7bis	"	209	10	2.561	0.771
111	XI.8	"	484	9	1.964	0.619
112	XI.9	"	489	9	2.052	0.647
113	XI.10	"	239	9	2.390	0.754
114	XI.11	"	378	9	1.323	0.417
115	XI.12	"	145	8	1.767	0.589
116	XII.1	8.12.85	181	9	2.621	0.827
117	XII.2	"	71	9	2.527	0.797
118	XII.3	"	380	17	2.794	0.684
119	XII.4	"	424	13	2.602	0.703
120	XII.5	"	290	10	1.723	0.519
121	XII.6	"	281	11	2.365	0.684
122	XII.7	"	109	10	2.200	0.662
123	XII.8	"	587	11	1.804	0.522
124	XII.9	"	421	15	2.555	0.654
125	XII.10	"	570	11	2.051	0.593
126	XII.11	"	310	13	1.940	0.524
127	XII.12	"	482	12	2.076	0.579
128	XII.13	"	154	8	1.685	0.562
129	XIII.1	17.02.86	66	5	0.614	0.264
130	XIII.2	"	213	9	2.138	0.675
131	XIII.3	"	45	7	2.007	0.715
132	XIII.4	"	272	8	2.252	0.751
133	XIIIbis.5	19.02.86	135	9	2.166	0.683
134	XIIIbis.5	"	563	12	0.770	0.215
135	XIIIbis.5	"	620	11	1.225	0.354
136	XIIIbis.6	"	346	9	1.786	0.563
137	XIIIbis.7	"	307	10	1.288	0.388
138	XIIIbis.8	"	361	7	1.233	0.439
139	XIIIbis.9	"	366	10	0.978	0.295
140	XIIIbis.10	"	57	7	2.023	0.721
141	XIIIbis.11	"	229	9	1.250	0.394
142	XIIIbis.12	"	22	3	1.096	0.691
143	XIIIbis.13	"	13	4	1.145	0.573
144	XIV.1	7.04.86	59	5	1.792	0.772
145	XIV.2	"	43	6	1.911	0.739
146	XIV.3	"	125	9	2.137	0.674
147	XIV.4	"	149	10	2.206	0.664
148	XIV.5	"	93	8	2.451	0.817
149	XIV.6	"	204	10	2.453	0.738
150	XIV.7	"	168	7	2.160	0.770
151	XIVbis.8	8.04.86	19	8	2.564	0.855
152	XIVbis.8bis	"	90	12	2.645	0.738
153	XV.1	5.05.86	132	7	2.333	0.831
154	XV.2	"	181	9	2.143	0.676
155	XV.3	"	527	11	2.303	0.666
156	XV.5	"	420	11	1.770	0.512
157	XV.6	"	122	9	2.596	0.819
158	XV.7	"	435	11	2.328	0.673
159	XV.8	"	252	11	2.513	0.726
160	XV.9	"	426	9	2.354	0.743
161	XV.10	"	109	8	2.172	0.724
162	XV.11	"	303	14	2.540	0.667
163	XV.12	"	55	5	1.682	0.724
164	XVI.1	2.06.86	328	8	1.544	0.515
165	XVI.2	"	285	6	1.646	0.637
166	XVI.3	"	461	10	2.228	0.671
167	XVI.4	"	464	12	2.538	0.708
168	XVI.5	"	151	9	1.598	0.504
169	XVI.6	"	170	11	2.211	0.639
170	XVI.7	"	513	7	1.121	0.399
171	XVI.8	"	283	7	1.596	0.569
172	XVI.9	"	223	6	1.446	0.560
173	XVI.10	"	247	5	1.346	0.580
174	XVI.11	"	204	8	1.898	0.433
175	XVI.12	"	110	7	1.006	0.358
176	XVI.13	"	38	6	1.940	0.751

* En chiffre romain : le n° de la campagne

En chiffre arabe : la station échantillonnée

ANNEXE 3

MATRICE GENERALE DES DONNEES

(NOMBRE D'INDIVIDUS ECHANTILLONNES PAR ESPECE ET PAR STATION)

1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32

Rb	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.		
Rc	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	
Ch	0.	0.	0.	0.	0.	1.	1.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	8.	0.	0.	0.	2.	5.	20.	0.	1.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	
Ss	0.	29.	2.	0.	216.	126.	7.	30.	43.	34.	95.	82.	7.	251.	84.	2.	20.	9.	12.	51.	218.	86.	119.	37.	35.	14.	0.	31.	0.	0.	0.	0.	0.	0.		
Aa	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	
Sa	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	2.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
Gm	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
Mm	0.	0.	1.	0.	2.	5.	15.	2.	1.	1.	4.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
Tm	0.	0.	1.	0.	1.	7.	112.	1.	4.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	4.	0.	0.	2.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.
Tl	0.	0.	1.	0.	0.	0.	4.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	1.	
Gv	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	4.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
DI	0.	0.	13.	26.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	1.	2.	1.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
Sc	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
Hl	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
Tv	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	1.	1.	1.	10.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
Pm	0.	1.	102.	47.	33.	3.	2.	62.	17.	2.	63.	1.	4.	24.	15.	1.	0.	1.	16.	0.	2.	24.	6.	2.	0.	0.	1.	52.	27.	28.	24.					
Cl	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	9.	0.					
Pg	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
Ap	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
Eg	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
Tb	0.	0.	2.	3.	1.	2.	0.	0.	0.	0.	3.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	3.	1.	0.	3.	0.	0.	4.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
Ac	2.	0.	0.	0.	10.	8.	0.	15.	4.	0.	7.	0.	0.	1.	1.	0.	2.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	6.	4.				
Lm	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	3.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
Sn	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
Pma	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
Pp	13.	10.	257.	232.	22.	11.	1.	91.	8.	1.	49.	1.	4.	246.	74.	66.	38.	45.	105.	11.	4.	1.	29.	5.	6.	8.	10.	0.	45.	8.	7.	2.				
Ll	5.	17.	28.	13.	47.	16.	1.	42.	7.	5.	160.	9.	8.	11.	1.	34.	27.	3.	10.	1.	13.	4.	16.	3.	6.	6.	1.	0.	10.	1.	38.	6.				
Mk	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
Pf	0.	0.	2.	1.	1.	1.	0.	3.	0.	4.	1.	2.	0.	2.	1.	0.	0.	0.	3.	1.	6.	2.	5.	0.	2.	1.	2.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
Sv	0.	1.	30.	14.	1.	10.	0.	14.	2.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	86.	5.	35.	6.				
Sl	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
B1	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
Tt	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
Cm	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
Hp	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.

66 67 68 69 70 71 72 73 74 75 76 77 78 79 80 81 82 83 84 85 86 87 88 89 90 91 92 93 94 95 96 97 98

0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
0.	6.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	1.	12.	1.	6.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	26.	3.	2.	9.	0.	0.	0.	0.	0.	2.	1.	0.	3.	5.	10.	0.	0.	0.	0.	54.	3.	0.	0.	
0.	71.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	2.	0.	0.	2.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	3.	0.	0.	0.	
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	6.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	
0.	15.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	2.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	2.	3.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	2.	2.	9.	2.	4.	7.	10.	0.	0.	1.	5.	6.	0.	0.	0.	0.	0.	4.	1.	0.	7.	42.	2.	41.	
33.	5.	16.	13.	110.	3.	0.	0.	0.	4.	3.	3.	0.	0.	3.	4.	0.	2.	72.	10.	14.	0.	0.	8.	0.	2.	0.	6.	52.	1.	34.	4.	45.
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	
0.	2.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	
1.	1.	0.	1.	1.	0.	2.	0.	0.	0.	0.	0.	5.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	3.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	
9.	2.	4.	7.	22.	2.	3.	71.	60.	97.	107.	49.	48.	105.	0.	45.	0.	28.	14.	144.	13.	0.	28.	3.	141.	16.	19.	12.	1.	35.	19.	23.	77.
64.	17.	29.	32.	24.	12.	7.	105.	79.	32.	15.	10.	6.	44.	92.	3.	13.	119.	26.	0.	0.	43.	46.	79.	44.	4.	5.	43.	20.	15.	31.	70.	53.
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	3.	4.	10.	2.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	7.	1.	2.	0.	1.	2.	1.	1.	2.
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
8.	4.	4.	10.	18.	1.	2.	0.	3.	0.	2.	1.	2.	6.	35.	8.	122.	22.	21.	1.	0.	0.	0.	3.	1.	0.	3.	94.	15.	0.	39.	57.	31.
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	3.	0.	0.	0.	0.	2.	0.	0.	0.
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
0.	183.	0.	0.	12.	0.	0.	35.	30.	46.	97.	67.	152.	18.	2.	91.	8.	13.	13.	63.	111.	3.	25.	1.	96.	88.	6.	0.	0.	90.	4.	0.	21.
10.	3.	6.	10.	81.	5.	1.	128.	181.	44.	82.	17.	32.	163.	104.	171.	311.	120.	55.	86.	15.	4.	51.	20.	28.	36.	9.	152.	67.	459.	167.	125.	249.
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
2.	1.	0.	0.	3.	0.	0.	20.	16.	19.	42.	2.	7.	44.	9.	22.	5.	3.	40.	20.	28.	1.	9.	10.	15.	67.	3.	8.	12.	31.	44.	6.	8.
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	4.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
0.	0.	0.	0.	0.	1.	2.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	1.	0.
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.

0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.			
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	2.	0.	3.		
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.		
15.	59.	502.	496.	213.	230.	240.	312.	5.	172.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	31.	1.	0.	2.	8.	0.	0.	1.	0.	0.	2.	1.	0.	0.	0.	0.			
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.		
0.	0.	3.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	2.	2.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.		
0.	0.	0.	3.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	7.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	2.	0.	0.	5.	0.	0.	0.			
0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	3.	0.	1.	0.	0.	0.	1.	0.	0.			
1.	0.	0.	2.	1.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	2.	0.	1.	8.	0.	0.	0.	3.	3.	3.	6.	2.	8.	4.	4.	0.	0.			
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.		
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	
0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	2.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	
83.	31.	22.	35.	22.	4.	100.	8.	25.	12.	16.	10.	21.	15.	34.	17.	22.	14.	2.	2.	31.	6.	0.	34.	2.	5.	2.	0.	2.	2.	7.	8.	0.		
1.	0.	0.	1.	0.	1.	0.	1.	0.	0.	0.	1.	4.	2.	4.	5.	1.	11.	9.	0.	2.	43.	39.	98.	232.	37.	141.	67.	149.	49.	27.	29.	231.		
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	9.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.		
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	2.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	3.	0.	3.	14.	2.	2.	0.	0.	11.	0.	3.		
0.	1.	3.	3.	2.	1.	0.	0.	2.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.		
11.	6.	3.	4.	5.	1.	0.	13.	0.	1.	0.	1.	0.	0.	0.	4.	5.	17.	5.	0.	2.	7.	22.	15.	2.	12.	47.	37.	80.	9.	30.	0.	19.		
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	
0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	2.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	
18.	5.	5.	34.	11.	6.	13.	3.	3.	6.	2.	0.	4.	0.	15.	41.	6.	22.	39.	8.	20.	33.	23.	157.	14.	3.	5.	56.	12.	0.	40.	2.	14.		
55.	27.	19.	30.	68.	45.	5.	19.	19.	34.	4.	1.	3.	6.	6.	6.	13.	53.	37.	1.	3.	27.	84.	28.	60.	32.	109.	19.	110.	30.	137.	15.	22.		
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	
0.	2.	1.	0.	0.	1.	1.	0.	2.	0.	0.	0.	0.	1.	2.	0.	0.	0.	0.	0.	2.	0.	0.	2.	0.	0.	5.	26.	0.	2.	0.	0.	0.		
88.	1.	1.	5.	17.	16.	1.	4.	0.	1.	0.	0.	27.	18.	58.	68.	14.	77.	68.	0.	17.	15.	7.	183.	101.	15.	107.	60.	38.	9.	37.	0.	35.		
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	4.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
0.	3.	2.	7.	7.	2.	0.	1.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	3.	3.	0.	1.	0.	1.	0.	0.	1.	3.	1.	0.	5.	1.	0.	1.	3.	0.	0.	0.	
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.

0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
0.	7.	3.	2.	3.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
0.	223.	0.	9.	2.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
0.	0.	2.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.
5.	3.	13.	0.	3.	8.	0.	0.	0.	3.	0.	0.
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
0.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	1.	3.	7.
0.	13.	29.	4.	7.	0.	0.	0.	0.	4.	2.	5.
166.	73.	139.	109.	97.	394.	183.	83.	148.	83.	93.	70.
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
0.	5.	7.	3.	5.	0.	0.	0.	0.	7.	0.	0.
0.	0.	3.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
33.	2.	7.	1.	15.	1.	10.	6.	9.	0.	2.	1.
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
5.	75.	135.	7.	6.	3.	22.	2.	7.	16.	0.	0.
69.	14.	53.	12.	22.	82.	13.	121.	81.	84.	5.	1.
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
0.	0.	1.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.
7.	46.	72.	4.	9.	19.	52.	10.	2.	6.	2.	4.
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	3.	0.
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
0.	0.	0.	0.	0.	6.	2.	0.	0.	0.	0.	0.
0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.